

VERTIKALDISTRIBUTION OCH MIGRATION BLAND  
SOMMARVÄXTPLANKTON I ÅLANDS YTTERSKÄRGÅRD

Pro gradu-avhandling  
Miljö- och marinbiologi  
Åbo Akademi  
Mars 2020  
Tobias Henriksson

Tobias Henriksson

Åbo Akademi

Miljö- och marinbiologi

Tobias Henriksson, 2020

Vertikaldistribution och migration bland sommarväxtp plankton i Ålands ytterskärgård

Pro gradu-avhandling (M.Sc.Thesis), 35 s (+ bilagor).

## Sammanfattning

Flera undersökningar har visat att olika växtp planktonarter och -grupper vistas på olika djup i vattenkolumnen. Därtill utför somliga arter dygnsmigrationer ner till djupare vatten under natten för att sedan vistas närmare ytan under dagen. För att noggrannare illustrera detta utfördes under sommaren 2017 planktonprovtagningar i regel en gång per vecka under juli och augusti vid en provtagningsstation i Ålands nordöstra ytterskärgård. Vid samma station utfördes mätningar av fysiska och kemiska parametrar med hög resolution med hjälp av en automatisk provtagningsboj. För att undersöka vertikala rörelser under en period på 24 timmar utfördes därtill en dygnsprovtagning 10 - 11.8. Växtp planktonarterna i området visade tydliga tecken på skillnader i vertikal fördelning. Cyanobakterierna *Dolichospermum lemmermannii* och *Aphanizomenon gracile* förekom på mycket grundare djup än övriga, tillsammans med dinoflagellaten *Protoceratium reticulatum*. Förekomsten av *Thalassiosira baltica* i sin tur ökade mot större djup ända ner till 24 meter. Arter såsom *Amphidinium crassum* och *Mesodinium rubrum* visade tecken på att bilda djupmaxima på djupen mellan övriga arter. Det förekom likaså skillnader i längden och tidpunkten för dygnsmigration mellan arterna. *Mesodinium rubrum* utförde den längsta migrationen. Även i förhållandevis små flagellater av släktet *Cryptomonas* visade tydliga tecken på dygnsmigration. Särskilt intressant var att det förekom tecken på att dygnsmigrationen för *D. lemmermannii* och *A. gracile* sker vid olika tidpunkter. Möjliga orsaker till dessa observerade skillnader i vertikal fördelning och migrationer behandlas. Denna form av vertikal nischfördelning kan vara en delorsak till att havet som livsmiljö kan uppvisa en så stor diversitet i fråga om växtp planktonarter, något som hittills har fått namnet planktonparadoxen.

Nyckelord: Växtp plankton, vertikal fördelning, dygnsmigration, nischfördelning, planktonparadoxen

Tobias Henriksson

Åbo Akademi University

Environmental and Marine Biology

Tobias Henriksson, 2020

Vertical distribution and migration among summer phytoplankton in the outer Archipelago of the Åland Islands

M. Sc. Thesis, p. 35 (+ appendix).

## Abstract

Several studies have shown differences in the depth distribution between several phytoplankton species and groups. In addition, some species perform diurnal migrations down to larger depths during the night, then to spend the days close to the surface. In order to illustrate these vertical dynamics more clearly, phytoplankton sampling was performed during the summer of 2017 during the months of July and August. In general, one sampling was performed per week at a sampling station in the outer archipelago, north east of the Åland Islands. Measurements of several physical and chemical parameters were simultaneously sampled with a high resolution using an automatic profiler. In order to investigate differences in the length and timing of diurnal migration, sampling was done during a period of 24 hours 10 - 11.8. The phytoplankton species in the area showed clear signs of differing vertical distributions. The cyanobacteria *Dolichospermum lemmermannii* and *Aphanizomenon gracile* preferred the depths close to the surface, together with the dinoflagellate *Protoceratium reticulatum*. The amount of the diatom *Thalassiosira baltica*, on the other hand, kept increasing towards depths as deep as 24 meters. Species such as *Amphidinium crassum* and *Mesodinium rubrum* showed signs of forming depth maxima on intermediate depths. There were also clear differences in the length and timing of the diurnal migration of the species studied. *Mesodinium rubrum* performed the longest migration. Even a relatively small species belonging to the genus *Cryptomonas* showed clear signs of diurnal migration. Particularly interesting was the possible difference in the timing of diurnal migration between *D. lemmermannii* and *A. gracile*. Possible explanations for the observed differences in vertical distribution and migration were discussed. This form of vertical niche separation may be one of the reasons why the sea can show such a high diversity in terms of phytoplankton species, something that has been called the paradox of the plankton.

Keywords: phytoplankton, vertical distribution, diurnal migration, niche separation, paradox of the plankton

# INNEHÅLL

1	INTRODUKTION .....	1
1.1	Växtplankton i Östersjön.....	1
1.2	Vertikaldistribution .....	2
1.3	Dygnsmigration .....	3
1.4	Nischseparation .....	4
1.5	Målsättning.....	6
2	MATERIAL OCH METODER.....	7
2.1	Undersökningsområdet.....	7
2.2	Manuell vattenprovtagning.....	7
2.3	Automatisk vattenprovtagning .....	8
2.4	Dygnsprovtagning .....	9
2.5	Analysmetoder.....	9
2.6	Statistisk analys .....	10
3	RESULTAT .....	11
3.1	Hydrografi .....	11
3.2	Vertikaldistribution av växtplankton.....	16
3.3	Dygnsmigration .....	23
4	DISKUSSION.....	28
4.1	Vertikaldistribution och migration hos växtplankton.....	28
4.2	Nischfördelning .....	29
5	KONKLUSIONER .....	31
6	ERKÄNNANDEN.....	32
7	LITTERATUR.....	33
8	BILAGOR.....	36

# 1 INTRODUKTION

## 1.1 Växtplankton i Östersjön

Växtplankton är en brokig samling plankton som är flytande, encelliga algprotister och cyanobakterier (Andersson et al. 2017). Största delen av arterna är autotrofa men det förekommer även både hetero- och mixotrofa arter. Det de däremot har gemensamt är förmågan till fotosyntes, antingen med klorofyll eller med andra pigment, vilket gör dem till de viktigaste primärproducenterna i havet (Richardson & Jackson 2007). De viktigaste grupperna är kiselalger, dinoflagellater och cyanobakterier. Östersjön kännetecknas av en relativt fattig artsammansättning som är en blandning av marina arter och sötvattensarter, varav man för tillfället känner till omkring 2000 förekommande arter (Hällfors 2004).

Biomassan och artsammansättningen bland växtplankton varierar mellan årstiderna som ett resultat av förändringar i närings- och ljusförhållanden. Vintern kännetecknas av höga halter av näringsämnen i havet men växtplanktonblomningen begränsas av ljustillgången. Efter islossningen inleds därmed en kraftig vårblooming under vilken biomassan i regel når sin årliga topp. I Östersjön domineras artsammansättningen främst av dinoflagellater (Klais et al. 2011). I slutet av våren minskar biomassan som ett resultat av en ökad predation, en sjunkande näringshalt och på grund av en förstärkt stratifiering som bildar en barriär mellan det näringsrika djupvattnet och det omblandade ytskiktet, epilimnion. Tidigt på sommaren dominerar i regel små flagellater. Följande topp i biomassa nås under sensommaren då kvävefixerande cyanobakterier och kiselalger dominerar. Under hösten försvagas stratifieringen återigen och den blandade vattenkolumnen domineras av dinoflagellater och kiselalger (Andersson et al. 2017).

Östersjön kännetecknas av tydliga gradienter mellan mynningen till Kattegatt och innersta delarna av Finska viken och Bottniska viken (Snoeijs-Lejonmalm & Andrén 2017). Saliniteten ökar och medeltemperaturen stiger ju närmare mynningen man befinner sig. Näringshalten skiljer sig likaså mellan olika regioner. Överlag är näringshalten i ytvattnet högre vid kusten samt i närheten av flodmynningar. På grund av avsaknaden av tidvatten förekommer det inga starka strömmar men regionala strömvirvlar orsakade av vindar förekommer dock. Tillsammans påverkar dessa faktorer biomassan av växtplankton och dess artsammansättning i olika områden (Kanoshina et al. 2003).

## 1.2 Vertikaldistribution

Växtplanktonbiomassan och dess artsammansättning varierar alltså mellan olika tidpunkter och mellan olika regioner. Men vilket djup förekommer de på? På grund av att de är fotosyntetiserande organismer är det två faktorer som väger högst: tillgången till solljus och näring. Växtplankton använder sig av det för oss människor synliga ljuset (400-700 nm) vars tillgång är störst vid ytan men vars styrka sjunker snabbt mot större djup. Det fotiska djupet definieras som det djup dit 1 % av solstrålningen når (Kirk 2011) och i största delen av Östersjön ligger det vid 20-25 meters djup. Vid kusten kan det däremot ligga så grunt som vid 5 meter (Snoeijs-Leijonmalm & Andrén 2017). Ultraviolett strålning (280-400 nm), och särskilt UVB-strålning (280-320 nm), orsakar däremot skador i växtplanktonens DNA vilket försämrar deras tillväxt (Buma et al. 1997). Detta innebär att växtplanktonen i mån av möjlighet bör undvika ytvattnet under soliga dagar (Beckmann & Hense 2004).

Medan tillgången till solljus är högst nära ytan är tillgången till näringsämnen i regel högst nedan om den fotiska zonen. Jämfört med planktonens övriga beståndsdelar såsom kol, syre och väte, förekommer näringsämnen såsom kväve och fosfor i relativt låga naturliga koncentrationer i havet (Snoeijs-Leijonmalm & Andrén 2017). Detta leder till att de ofta begränsar växtplanktonens tillväxt. Näringsämnen tas helst upp i upplöst form som jonföreningar; kväve i form av  $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{NO}_3^-$  eller  $\text{NH}_4^+$  och fosfor som  $\text{PO}_4^{3-}$  (Snoeijs-Leijonmalm & Andrén 2017). I Egentliga Östersjöns södra delar kan även kiselförrådet ta slut, vilket inte är fallet i Bottniska viken och Bottenhavet vars avrinningsområden är rikt på kisel (Snoeijs-Leijonmalm & Andrén 2017). Förhållandet mellan tillgängligt upplöst kväve och fosfor varierar mellan Östersjöns olika delar, vilket betyder att även det begränsande ämnet varierar. För växtplankton som helhet har ett idealförhållande mellan kol, kväve och fosfor estimerats till 106:16:1, som även kallas för Redfieldförhållandet (Redfield 1934). Egentliga Östersjön och Finska viken anses vara kvävebegränsade medan Bottniska viken och Bottenhavet är kraftigt begränsade av fosfor (Snoeijs-Leijonmalm & Andrén 2017).

Så hur håller sig växtplankton på ett optimalt djup? Det korta svaret är troligtvis att de ofta inte gör det. Växtplankton är per definition organismer som flyter med strömmar och deras förmåga att motarbeta dessa är rätt så svag. Det är främst frågan om langmuirströmmar som effektivt blandar om ytvattnet ner till ett fåtal meters djup under ihållande vindar. Under lugna förhållanden har dock växtplanktonen förmågan att förekomma på rätt djup med hjälp av diverse mekanismer. Kiselalger är t.ex. kända för att genom diverse yttre strukturer bilda en stor yta i förhållande till sin volym eftersom

detta förbättrar deras flytförmåga. Därtill är de kända för att forma långa kedjor. Växtplanktongrupper med förmågan att aktivt röra på sig gör det med hjälp av flageller, såsom dinoflagellater, eller med hjälp av att justera fyllnaden i gasvakuoler såsom cyanobakterier.

### 1.3 Dygnsmigration

Rörelseförmågan som somliga arter innehar möjliggör en egenskap som kan vara till stor fördel under perioder med låg näringshalt i ytvattnet: förmågan till dygnsmigration. Dygnsmigration har länge varit känt bland djurplankton och det har förklarats med att de på så vis kan undvika predatorer under dagen för att sedan närma sig ytan under natten för att livnära sig på växtplankton (Loose & Dawidowicz 1994). Till skillnad från djurplankton migrerar växtplankton åt motsatt håll. De håller sig i solljuset nära ytan under dagen för att sedan under natten migrera mot större djup där näringshalterna är högre.

För tillfället känner man till ett stort antal arter med förmågan till dygnsmigration. Ända sedan 1919 (Lohmann 1919) har fenomenet studerats bland dinoflagellater, som med sina två flageller har uppvisat hastigheter på upp till 1,6 m/h under sina migrationer (Lips et al. 2011). Arter ur släkten såsom *Amphidinium* (Kamykowski & Zentara 1977), *Ceratium*, *Prorocentrum*, *Peridinium* (Staker & Bruno 1980), *Gonyaulax* (Blasco 1978), *Dinophysis* (Figuerola et al. 1998), *Gymnodinium* (Richter et al. 2007), *Protoperdinium* (Inoue & Iseri 2012) och *Heterocapsa* (Lips et al. 2011) har uppvisat detta beteende. Därtill har cryptofyten *Cryptomonas marssonii* (Salonen et al. 1984), euglenofyten *Eutreptiella* sp. (Figuerola et al. 1998), grönalgerna *Tetraselmis suecica* och *Dunaliella salina* (Richter et al. 2007) samt Raphidofyten *Heterosigma akashiwo* (Sengupta et al. 2017) likaså bevisligen utfört dygnsmigration. *Mesodinium rubrum* är en ciliat som har förmågan att ta upp och använda sig av klorofyll från sin föda, vilket gör att den räknas till växtplankton, och har uppvisat de allra högsta topphastigheterna bland ciliater ( $1,2 \text{ cm/s}^{-1}$ ) (Fenchel & Hansen 2006). Hajdu et al. (2007) undersökte vertikaldistributionen under en blomning av cyanobakterier i Östersjön och fann diurnala migrationsmönster hos arterna *Aphanizomenon* sp., *Anabaena* spp. och *Nodularia spumigena*.

Även om orsaken bakom migrationen torde vara utredd förekommer det fortfarande osäkerhet i vad som aktiverar deras migration. Hasle (1950) konstaterade redan på 1950-talet att dinoflagellaternas migration är fototaktiskt, dvs. den sker i respons på förändringar i solstrålning. Även övriga rörelser

inom den fotiska zonen under dagen kan till en viss del förklaras med rörliga arters jakt på optimala ljusförhållanden. Ju mer ljus de får, desto effektivare sker fotosyntesen och desto snabbare reproducerar de sig. Även Figueroa et al. (1998) fann bevis på att ljus av olika våglängd reglerar växtplanktons vertikala migration. Eppley et al. (1968) fann däremot att *Ceratium furca* i laboriemiljö inledde sin migration neråt redan före ljuset släckts samt uppåt innan ljuset tänts, vilket kunde tyda på att de innehar någon form av cellulär periodicitet, oberoende av ljusregimen.

Intressant är också hur i förhållandevis små arter är kapabla till migration. Längden, och därmed även hastigheten, på migrationen är generellt en funktion av storlek där större arter har en klar fördel (Hall & Paerl 2011). Vid flera fall har det påträffats bimodala fördelningar, där det förutom maxima i biomassa vid ytan konstant förekommer ett maximum även på stort djup. Olsson & Graneli (1991) kunde visa att celldelningen bland dinoflagellater var som högst vid ytan och vid botten av deras tank medan den var lägre på djupen där emellan. Både Figueroa et al. (1998) och Lips et al. (2011) påträffade en fördelning av biomassan i två toppar även dagtid och som orsak föreslogs att arterna inte hinner utföra sin migration till djupare vatten under ett dygn utan istället uppvisar antingen en bi-diurnal rytm eller en helt osynkroniserad migration uppåt.

## 1.4 Nischseparation

Något som länge förbryllat forskare inom akvatisk ekologi är hur det är möjligt för haven att uppvisa en så hög diversitet av växtplankton trots att de lever i en ostrukturerad miljö med begränsade resurser, något som enligt Gauses princip borde vara omöjligt (Hardin 1960). Forskaren som upptäckte detta, Evelyn Hutchinson, kallade detta för planktonparadoxen (Hutchinson 1961). Gauses princip lyder att två eller flera arter inte kan samexistera inom samma ekologiska nisch utan att en art börjar dominera (Hardin 1960). Hutchinson själv spekulerade att det kan vara frågan om att miljöförhållandena i havet konstant varierar till en sådan grad att det inte förekommer tydliga gränser mellan ekologiska nischer. Övriga möjliga förklaringar var att det beror på vertikala gradienter av ljus och turbulens, att det beror på predation eller att det förekommer någon form av kommensalism eller symbios (Hutchinson 1961).

Under de följande 60 åren kom de mest populära förklaringarna att baseras på någon form av nischfördelning eller miljöns instabilitet. Modeller för att förklara paradoxen som baserades på nischfördelning kom att kallas jämviktsmodeller (eng. equilibrium models), eftersom de antog att



miljöförhållanden är tillräckligt stabila för att tillåta ekologiska nischer. Icke-jämviktsmodeller (eng. Non-equilibrium models) i sin tur antog att Gauses princip inte är lämplig på grund av miljöns instabilitet. Samma debatt pågår ännu idag, dock med mer avancerade matematiska modeller. Såsom Gonzalez et al. (1997) påpekar har båda typer av modeller visat sig fungera och att nästa steg vore att försöka knyta ihop båda modellerna till en hybridmodell. Tidigare studier har visat att ifall att miljön är i jämvikt är antalet arter som kan koexistera samma antal som antalet begränsande näringsämnen (Petersen 1975). Ifall miljön däremot inte är i jämvikt kan antalet koexisterande arter tänkas öka ytterligare.

Ifall det stämmer att växtplanktonens miljö är tillräckligt stabil för att tillåta ekologiska nischer – hur lyckas arterna åstadkomma det? Antingen kräver det att arterna håller sig på fysiskt avstånd från varandra eller så lever de sida vid sida men utnyttjar olika resurser. Ett annat alternativt är att de utnyttjar samma resurser på olika sätt. Att växtplankton livnär sig på olika näringsämnen är ingen nyhet, cyanobakterier har t.ex. till skillnad från övriga grupper förmågan till kvävefixering vilket ger dem en fördel under sensommaren då näringsnivåerna i ytvattnet är låga. Även behovet av solljus varierar mellan arter (Eigemann et al. 2018).

Växtplankton har förmågan att till en viss mån påverka vilket djup de befinner sig på, antingen genom att aktivt röra på sig eller genom att helt enkelt inneha en flytförmåga som håller dem på ett visst djup. På så vis lyckas de undvika det skadliga UV-ljuset vid ytan samt hindra att de sjunker allt för djupt och på så vis förlora tillgången till solljus. Studier inom ämnet är för tillfället fortfarande få till antalet men det finns tydliga tecken på att arter aktivt väljer att förekomma på olika djup, något som kan kallas vertikal nischseparation.

I Östersjön har fenomenet med växtplanktons vertikaldistribution undersökts både i fält (Hajdu et al. 2007) och i mesokosmexperiment (Olli & Seppälä 2001). Hajdu et al. (2007) fann att *Aphanizomenon* sp. trivdes på större djup än *Dolichospermum lemmermannii*. Olli & Seppälä (2001) undersökte den vertikala distributionen bland *Heterocapsa triquetra*, *Mesodinium rubrum*, *Aphanizomenon* sp., *Dolichospermum lemmermannii* och *Monoraphidium contortum*. I experimentet tillfördes olika mängder näringsämnen för att se om vertikaldistributionen påverkas. Det förekom skillnader i vertikal fördelningen mellan arterna men fördelningen verkade inte påverkas av näringstillförseln. Eigemann et al. 2018 utförde i sin tur ett experiment med *Nodularia spumigena*, *Dolichospermum* sp. samt *Synechococcus* spp. där de manipulerade ljusstillförseln och temperatur. Resultaten visade att *Nodularia spumigena* tolererade högre ljusstyrka och temperatur än de övriga. De spekulerade att dessa skilda autoekologiska preferenser är en av orsakerna till åtskiljande preferenser i djupfördelning.

Olli & Seppälä (2001) konstaterade att den vertikala nischfördelningen verkar robust och att den inte lätt påverkas av varierande miljöförhållanden. Strömmar är dock något som mikroskopiska organismer inte nämnvärt kan motverka. Jäger et al. (2008) undersökte vertikal fördelningen samt samhällsstrukturen bland växtplankton i ett mesokosmexperiment där de manipulerade styrkan av strömmar. Det visade sig att under förhållanden med starka strömmar dominerades samhället av kiselalger. Under lugna förhållanden skapades dock en vertikal fördelning där rörliga flagellater dominerade.

## 1.5 Målsättning

Målet med undersökningen är att åskådliggöra tecken på vertikal nischseparering i artsammansättningen hos sommarväxtplankton i Ålands ytterskärgård; detta med hjälp av data från en automatisk provtagningsboj, med hjälp av manuell planktonprovtagning under loppet av två månader samt med hjälp av en dygnsprovtagning under 24 timmar. Forskningsfrågorna är följande:

- 1). Kan det observeras skillnader i vertikal fördelning mellan olika arter?
- 2). Kan denna vertikal fördelning anses vara nischseparation?
- 3). Kan vertikal nischseparation vara en förklaring till planktonparadoxen?

## 2 MATERIAL OCH METODER

### 2.1 Undersökningsområdet

I området kring Åland möts Bottenhavet, Egentliga Östersjön samt det grunda Skärgårdshavet. Eftersom det förekommer en grund tröskel i Ålands hav med djupet 70 meter hindras effektivt det salina bottenvattnet från Egentliga Östersjön från att röra sig norrut. Istället sker det en så gott som konstant uttrinning från Bottenviken och Bottenhavet och deras stora avrinningsområden (Snocijs-Lejonmalm & Andrén 2017).



Figur 1. Karta över Åland samt provtagningsstationen.

Provtagningsplatsen befinner sig i nordvästra Ålands ytterskärgård, separerad från Ålands hav av ön Finbo och exponerad för öppet hav från norr. Platsen ( $60^{\circ}22'34,18189''$  N,  $19^{\circ}39'33,15639''$  E) befinner sig i norra ändan av Finbofjärden med ett djup på 42 m (figur 1). Tidigare planktonprovtagningar har utförts i området med fokus på potentiellt skadliga arter (Lindholm & Öhman 1995).

### 2.2 Manuell vattenprovtagning

Mellan 2.7.2017 och 25.8.2017 utfördes manuell vattenprovtagning i regel en gång per vecka mellan kl. 9:00 och 11:00. I början av perioden togs proven inom 100 m från profileringsbojen men fr.o.m. 15.7.2017 vid bojen. Molnförhållanden, vind och temperatur dokumenterades. Siktdjupet mättes med en siktskiva. Ljusfördelningen i vattenkolumnen mättes med en LI-COR 1400-radiometer. Eftersom profileringsbojen inte utför mätningar på djupet 0 - 4 meter beslöts att även den manuella provtagningen inleds vid 4 m och går ner till 25 m. Vattenprover togs med en 3 liters Limnos-vattenhämtare. För planktonräkning togs prover vid varje meter medan prover för analys av

vattenparametrar togs var femte meter (5,10,15,20,25). Av vattenprovet överfördes cirka 100 ml till glasflaskor för planktonräkning, ca 2,5 dl till syreflaskor för syreanalys och ca 3 dl till plastflaskor för analys av totalkväve och totalfosfor. Det återstående vattnet (ca 1,5 l) överfördes till en flaska för analys av klorofyll, salinitet och pH. Sur lugollösning tillfördes till planktonproverna och syrereagenser tillfördes syreproven. Slutligen togs två håvprov med maskstorleken 35  $\mu\text{m}$  varav det ena behandlades med lugollösning.

## 2.3 Automatisk vattenprovtagning



*Figur 2. Den automatiska profileringsbojen som användes i undersökningen. Foto: Tore Lindholm*

För automatisk provtagning användes en profileringsboj av märket Flydog och modellen Mona (figur 2). På grund av tekniska problem inleddes inte provtagningen förrän 8.7. Därefter utfördes profiler dagligen med tre timmars mellanrum mellan djupen 4 och 40 meter ända till slutet av

undersökningsperioden, den 31.8. Varje profil utfördes inom loppet av några minuter. Bojen var utrustad med en uppsättning sensorer för mätning av temperatur, temperatur och djup (CTD). För mätning av klorofyll användes en fluorometer av modellen WETlabs WETstar som exciterade ett ljus på våglängden 470 nm och registrerade emission på våglängden 695 nm. Därtill användes en fluorometer (TriOS microFLU-blue) för att registrera fykocyanin.

## 2.4 Dygnsprovtagning

För att undersöka skillnader i växtplanktonens vertikalfördelning under olika tider på dygnet utfördes en dygnsprovtagning 10–11.8. Vattenprover för planktonräkning togs enligt tidigare upplägg vid fyra tillfällen: kl. 18:00 den 10.8 samt kl. 00:00, 6:00 och 12:00 den 11.8. Vattenprover för övriga hydrografiska parametrar togs endast vid den sista provtagningen kl. 12:00.

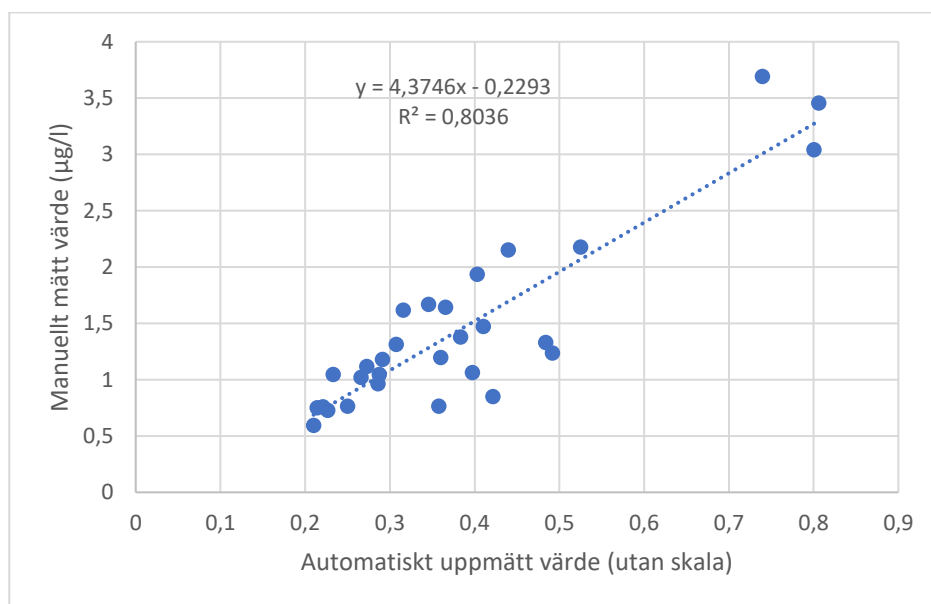
## 2.5 Analyismetoder

Efter varje manuell provtagning filtrerades 500 ml av klorofyllproven genom glasfiberfilter (Whatman GF/C). Proven läts torka i mörker och blev nerfrusna. Koncentrationen av klorofyll a bestämdes genom etanolextrahering. När vattenprovet för analys av pH och salinitet uppnått rumstemperatur mättes konduktiviteten med en Metrohm 660-konduktometer och pH med en Metrohm 691-pH-mätare. Konduktivitetvärdet omvandlades sedan till salinitet genom formeln:  $Y = 0,6701X - 0,3723$  ( $Y$ =salthalten (‰) och  $X$ = den uppmätta ledningsförmågan). Syreproverna analyserades med Winklermetoden.

Planktonproverna analyserades under sommaren och hösten 2017 enligt Utermöhl (1958). För att blanda om provet roterades flaskan försiktigt 30 varv varefter provet hälldes över i sedimentationskammare för planktonräkning på 10 ml. För att säkerställa att planktonen hunnit sjunka till botten av kammaren fick proven stå i minst 6 timmar före räkning. Cellräkningen skedde med ett omvänt Nikon TE 200 faskontrastmikroskop. En överblick gjordes först med förstoringen 100x och stora filamentösa cyanobakterier räknades genom att systematiskt svepa över hela provet. Under förstoringen 200x räknades de flesta arterna, främst i storleken 5 – 40 µm. Proverna från dygnsprovtagningen analyserades även för mindre arter (<5 µm) med förstoringen 400x genom att

räkna 30 rutor jämnt fördelade över provet. För att säkerställa tillräckligt låg felmarginal ( $\pm 25\%$ ) strävades det efter att åtminstone räkna 65 individer per art eller grupp per prov (Lund et al. 1958). Koncentrationen av plankton omvandlades slutligen till antal per liter.

Profileringsbojens mätningar skedde med ett intervall på ca 10 cm. För att förenkla analysen processerades data genom att sammanställa mätningarna till medeltal per djup med en meters intervall för alla parametrar. Med hjälp av manuellt mätt klorofylldata räknades en konversionsfaktor ut ( $y = 4,376x - 0,2293$ ) som sedan kunde användas för att omvandla det automatiskt uppmätta fluorescensvärdet till mg/l (figur 3).



Figur 3. Korrelationen mellan klorofylldata uppmätt manuellt samt automatiskt.

## 2.6 Statistisk analys

För att undersöka skillnader i vertikalfördelning sammanställdes data för de räknade planktongrupperna och medeltal per djup räknades för hela undersökningsperioden. För att ytterligare jämföra grupperna med varandra räknades ett antalsviktat medeldjup (eng. weighted mean depth) enligt Pearre (1973), där  $WMD$  = antalsvägt medeldjup,  $n_i$  = antal individer per liter och  $d_i$  = djupet.

$$WMD = \frac{\sum n_i d_i}{\sum n_i}$$

För dygnsmigrationens del användes endast data från de fyra profilerna under provtagningsdygnet med intensivprovtagning och där användes antalsvägt medeldjup för att jämföra profilerna mellan

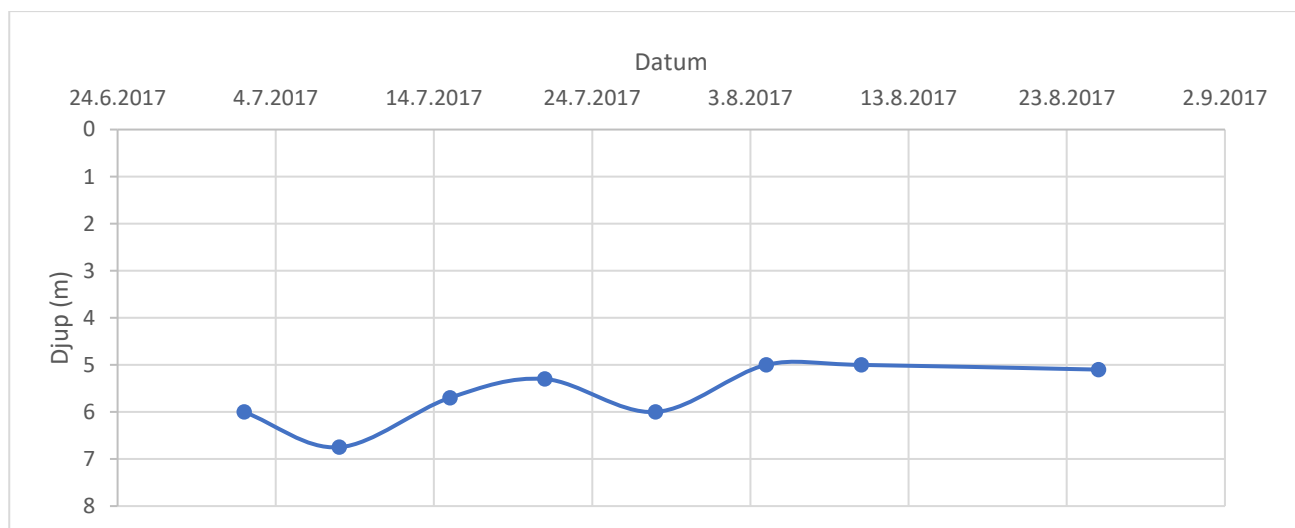


olika tidpunkter. För statistisk analys och illustration av grafer användes Microsoft Excel och för att åskådliggöra djupdata för sommaren användes programmet Plotly Chart Studio.

### 3 RESULTAT

#### 3.1 Hydrografi

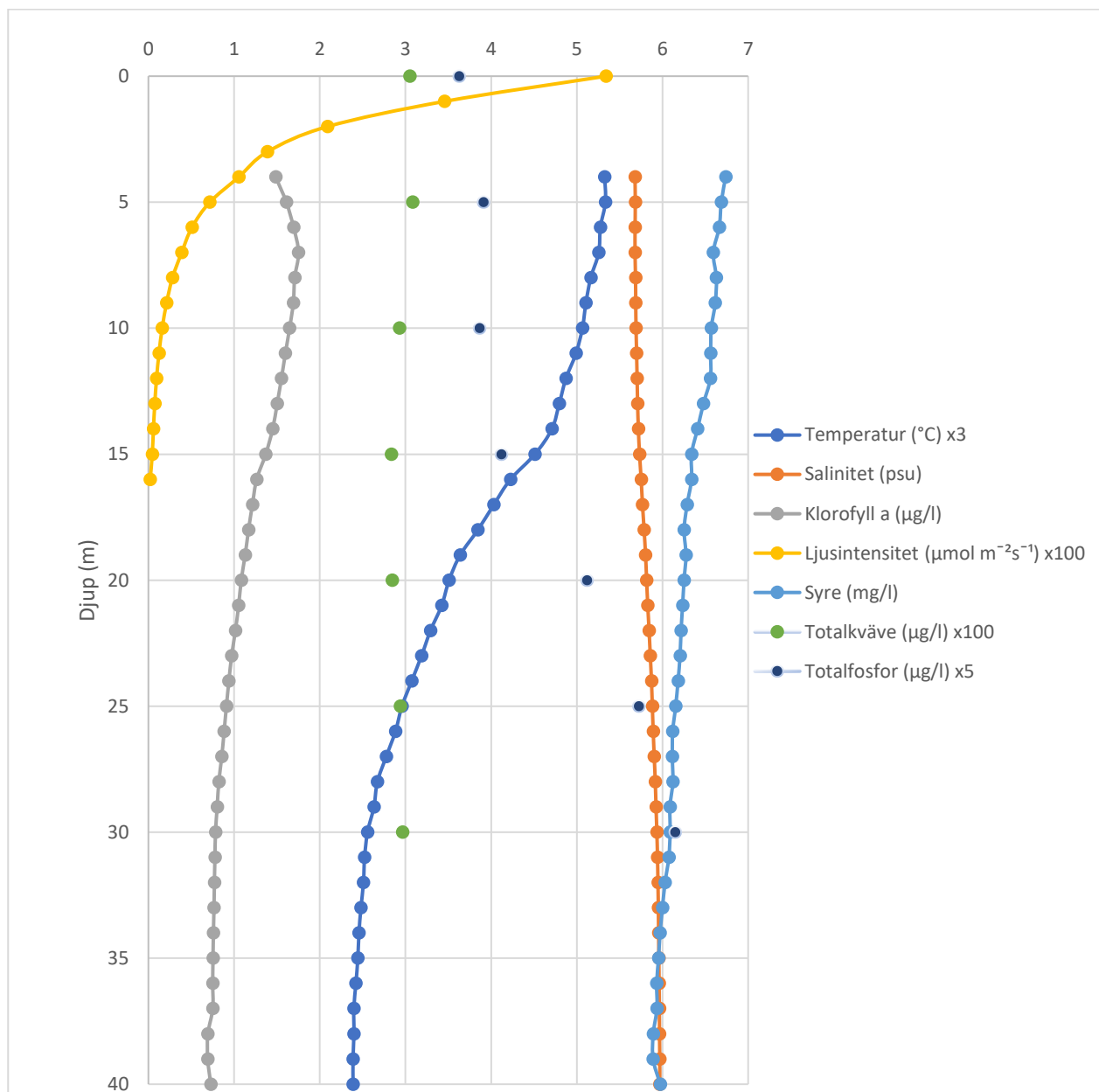
Under provtagningsperioden var lufttemperaturen vid provtagningsstationen mellan 14 och 16 grader. Vindarna var i regel svaga (under 6 m/s) under den manuella provtagningen. Vågläget varierade betydligt beroende på vindriktning med havsdyning under perioder med nordliga vindar. Siktdjupet minskade från 6,75 m i början av juli till 5 m i augusti (figur 4).



Figur 4. Siktdjupet under undersökningsperioden.

Figur 5 visar en sammanställning av medeltal av hydrografiska parametrar uppmätta under provtagningsdygnen klockan 9:00. Sammanfattningsvis kan man konstatera att klorofyllet var högst i den fotiska zonen med en topp vid 7 meters djup. Halten sjunker tydligt vid 15 meter, vilket verkar

sammanfalla med gränsen för det fotiska djupet, termoklinen samt är djupet där halten av fosfor börjar öka. Halten av totalkväve och saliniteten verkar relativt homogent fördelat över djup. Syrehalten sjunker i ganska jämn takt mot större djup.

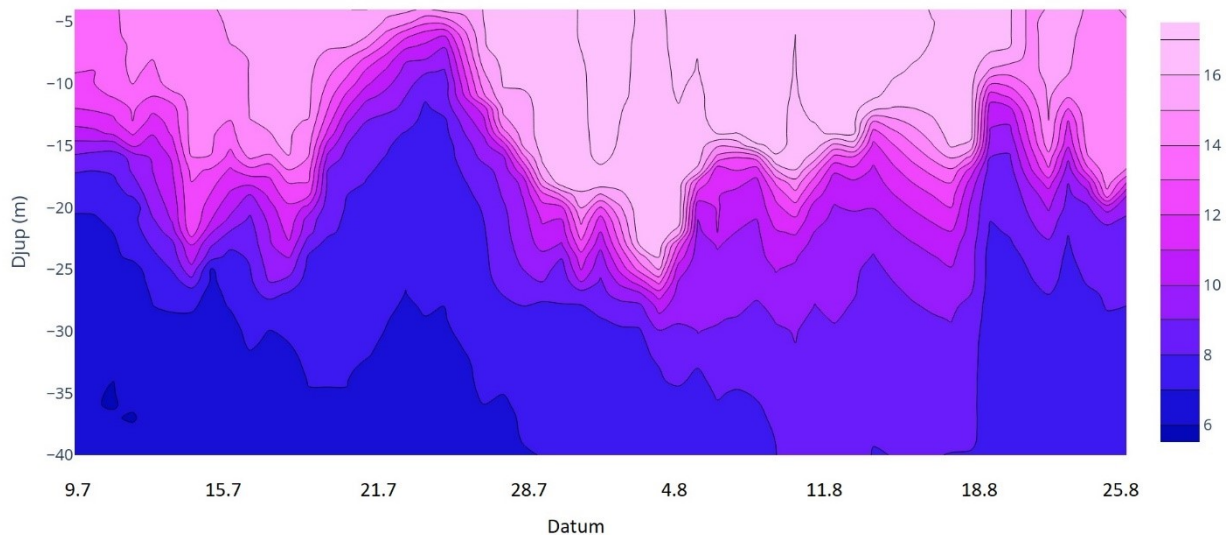


Figur 5. Medeltalet av hydrografiska parametrar under undersökningsperioden kl. 9:00 under provtagningsdagarna. Totalfosfor, totalkväve och ljusintensitet mätt manuellt, övriga mätt automatiskt.

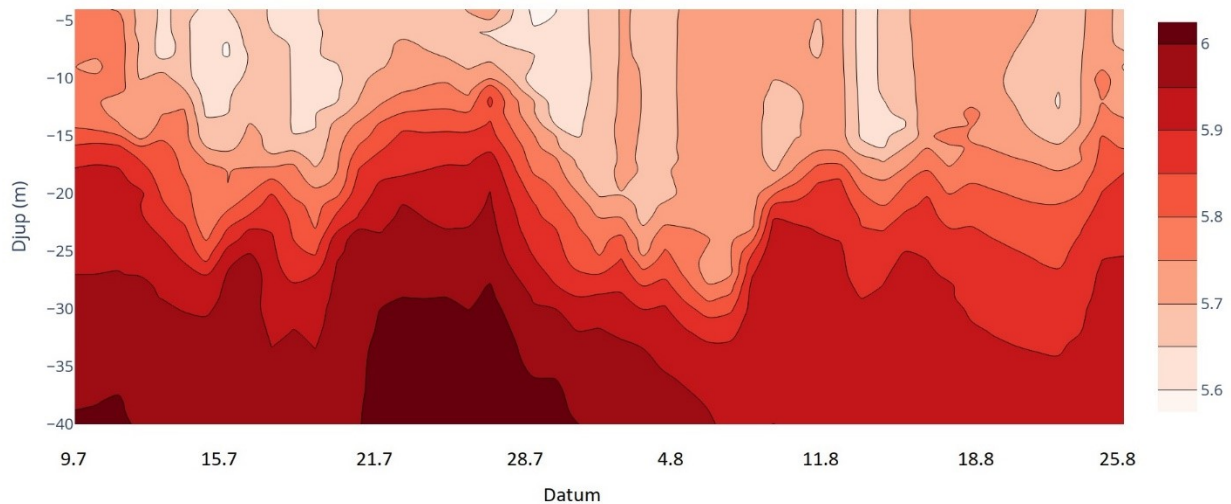
Figur 6 visar temperaturfördelningen över tid. Temperaturen i ytvattnet steg från 13,6 °C i början av juli, nådde 17,5 °C i början av augusti och sjönk sedan till 16,4 °C i slutet av augusti. Vid botten låg temperaturen mellan 6 och 8 °C. Under perioden 9.7 – 15.7 förstärktes stratifieringen i takt med att



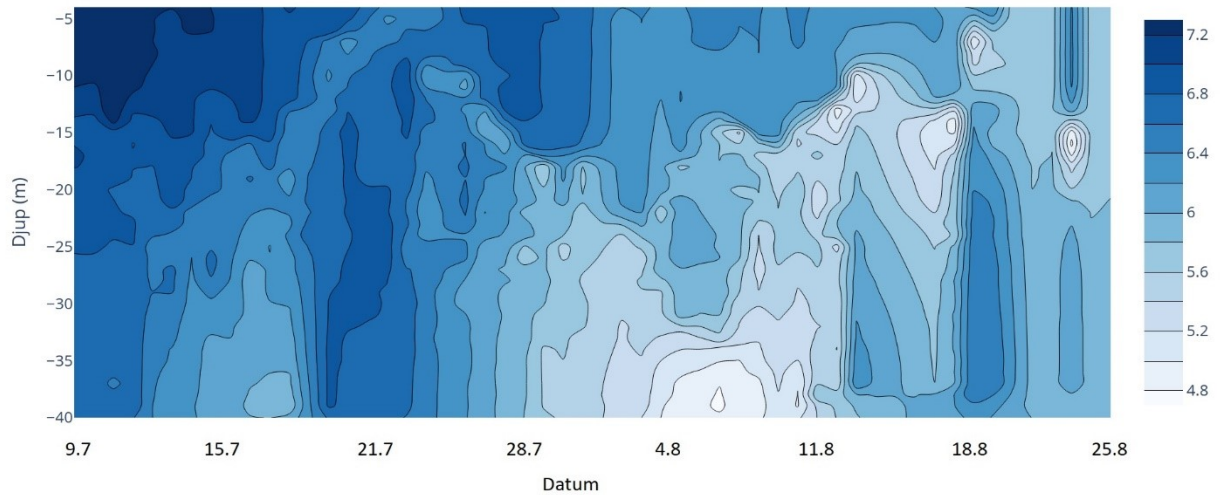
ytvattnet värms upp. 18.7 – 25.7 skedde en förhöjning av termoklinen till omkring 7 meter, vartefter den sjönk med ca 20 meter under perioden 26.7 – 4.8. Under de följande två veckorna hölls termoklinen stabil på 15 – 20 meters djup. Under den sista provtagningsveckan började ytvattnet kylas ner och samtidigt försvagades stratifieringen.



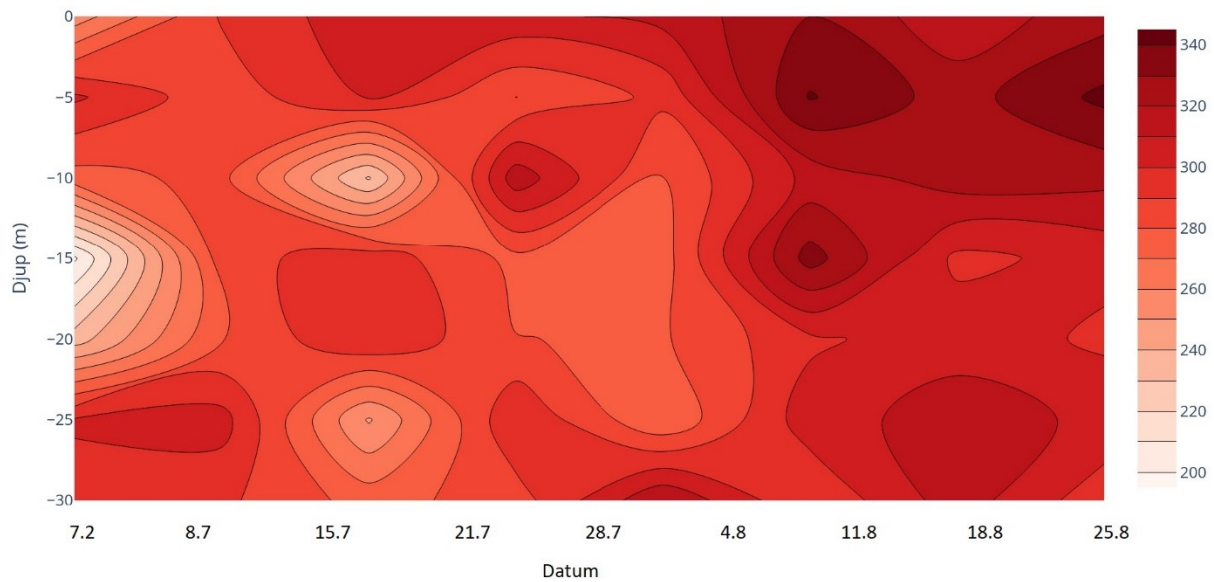
Figur 6. Temperaturen ( $^{\circ}\text{C}$ ) i vattenkolumnen under undersökningsperioden. Mätt automatiskt. Observera att mätningar för djupet 0 – 4m saknas.



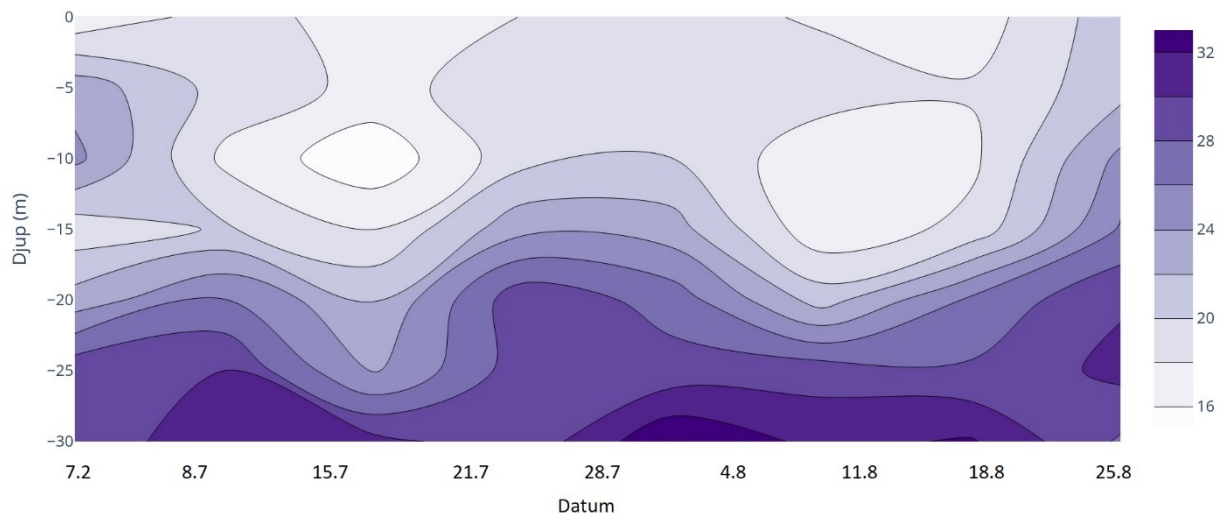
Figur 7. Saliniteten (ppm) i vattenkolumnen under undersökningsperioden. Mätt automatiskt. Observera att mätningar för djupet 0 – 4m saknas.



Figur 8. Syrehalten (mg/l) i vattenkolumnen under undersökningsperioden. Mätt automatiskt. Observera att mätningar för djupet 0 – 4m saknas.



Figur 9. Kvävehalten (µg/l) i vattenkolumnen. Mätt manuellt.



Figur 10. Fosforhalten ( $\mu\text{g/l}$ ) i vattenkolumnen under undersökningsperioden. Mätt manuellt.

Saliniteten fördelades mycket likt temperaturen under hela undersökningsperioden (figur 7). Haloklinen förstärktes under den första veckan, steg närmare ytan under perioden 18-25.7 och sjönk under därpå följande period. Mot slutet av undersökningsperioden försvagades stratifieringen. Saliniteten vid ytan var som lägst 5,6 psu och vid botten 6 psu.

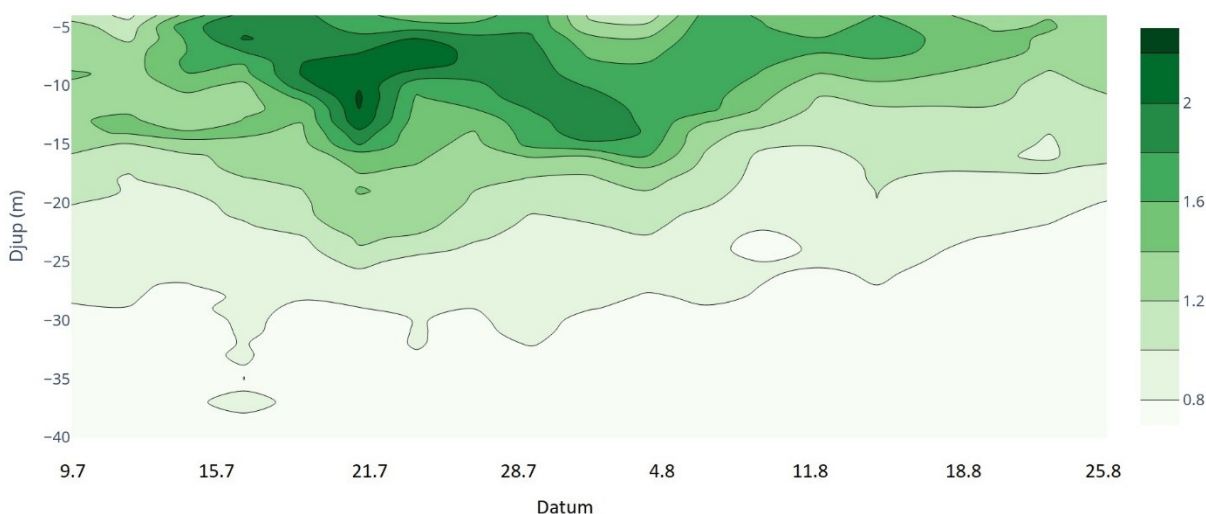
Syrehalten var som högst 7,2 mg/l nära ytan i början av undersökningsperioden och som lägst 4,8 mg/l vid botten 10.8 (figur 8). Syret var relativt jämnt fördelat över vattenkolumnen ända till 28.7, vartefter syrehalten tydligt sjönk när botten. Efter 17.8 ökade återigen syrehalten vid botten.

Totalkvävet visade en relativt homogen vertikal distribution. En stigande trend gick att urskiljas i hela vattenkolumnen med högre värden i augusti än juli. De högsta värden uppmättes i slutet av augusti nära ytan (figur 9).

Totalfosfor hade en tydlig vertikal fördelning med omkring 16  $\mu\text{g/l}$  som lägst i ytvattnet och runt 32  $\mu\text{g/l}$  som högst kring 30 meters djup (figur 10). 8.7 - 21.7 var en period med lägre halter och under 21.7 - 4.8 förhöjdes nutriklinen, dvs. djupet där förändringen i näringshalter är som högst. I slutet av undersökningsperioden ökade halterna i ytvattnet.

### 3.2 Vertikaldistribution av växtplankton

Medeltalet av det uppmätta värdet på klorofyll *a* visar en ökande trend mot ytan som sedan sjunker en aning innan mätningarna tar slut vid 4 meters djup (figur 5). Vertikaldistributionen över tid, i sin tur, visar en liknande vertikal fördelning men tidsmässiga skillnader i halter (figur 11). På grund av tekniska problem med den automatiska sensorn från och med slutet av juli gick inte senare uppmätt data att användas. Observera även att mätningar även saknas för djupet 0 – 4 m. De högsta värdena uppmättes under perioden 11.7 – 19.7 på ett djup mellan 10 och 15 meter. För övrigt hölls halterna jämnhöga i den fotiska zonen. Vid djup större än 20 meter hölls halterna konstant låga.

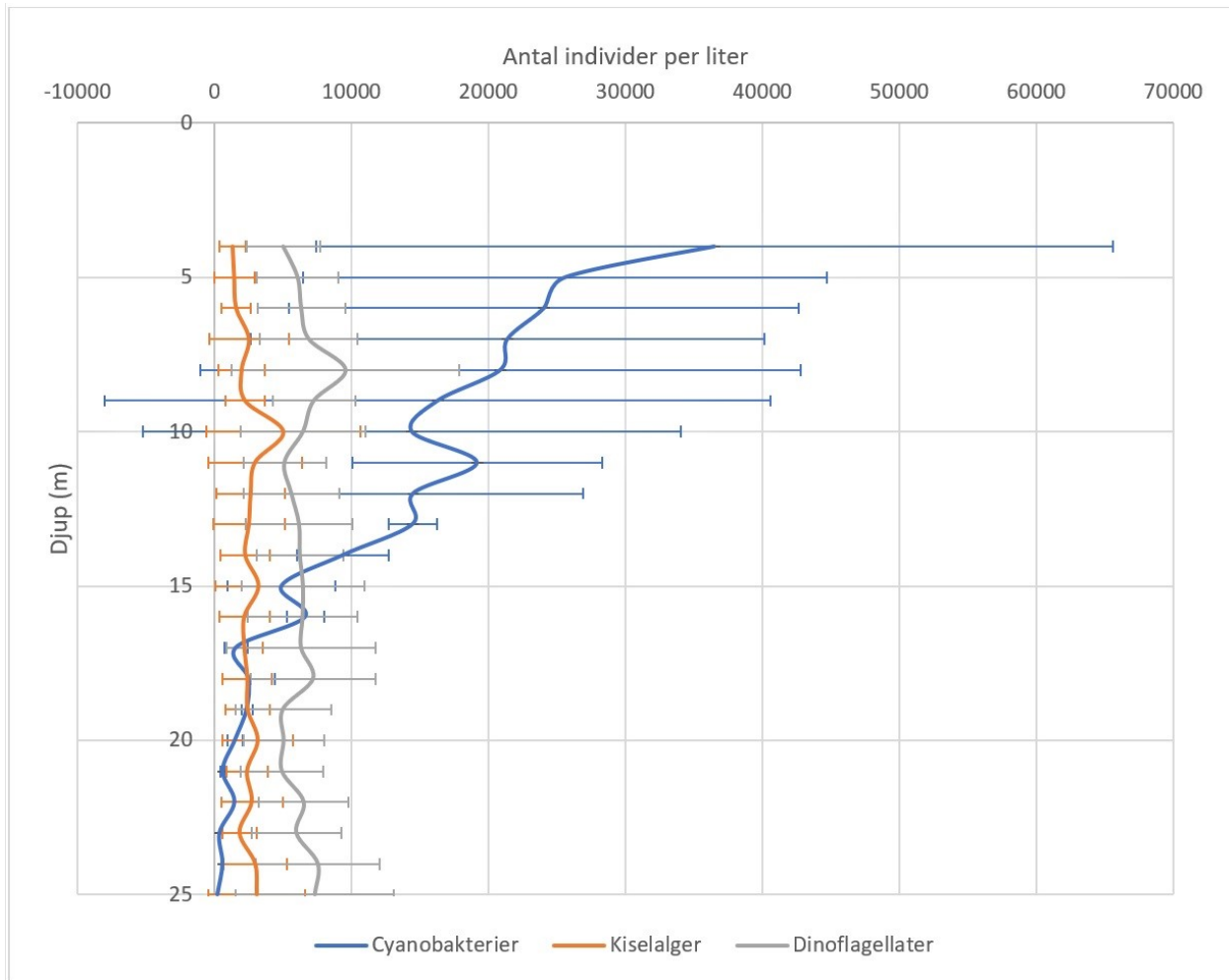


Figur 11. Vertikalfördelningen av klorofyll *a* (µg/l). Mätningar dagligen kl. 9:00 med en meters intervall. Observera att mätningar saknas för 0-4 m.

En grov gruppering av alla cyanobakterier, dinoflagellater och kiselalger visar att dinoflagellater och kiselalger i medeltal under undersökningsperioden varit relativt homogent distribuerade i vattenkolumnen på djupet mellan 5 och 25 meter (figur 12). Dinoflagellaterna visar en möjlig topp på 8 meters djup. Cyanobakterier däremot uppvisar låga antal på större djup än 17 m men en kraftigt ökande abundans mot ytan till nästan 25 000/l vid 6 meters djup.

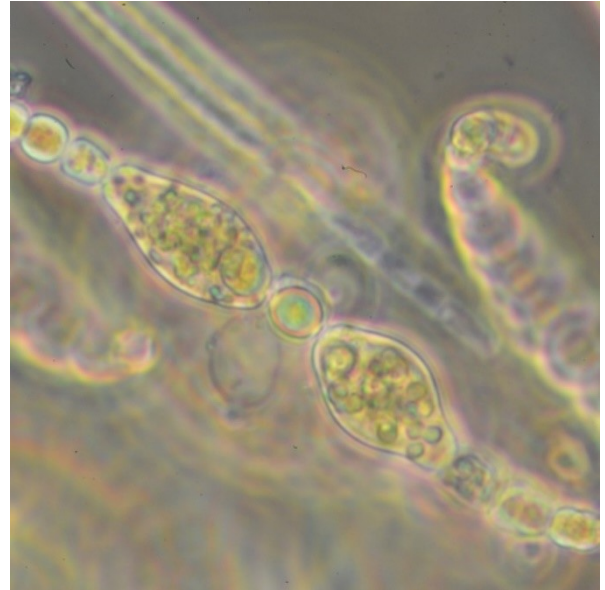
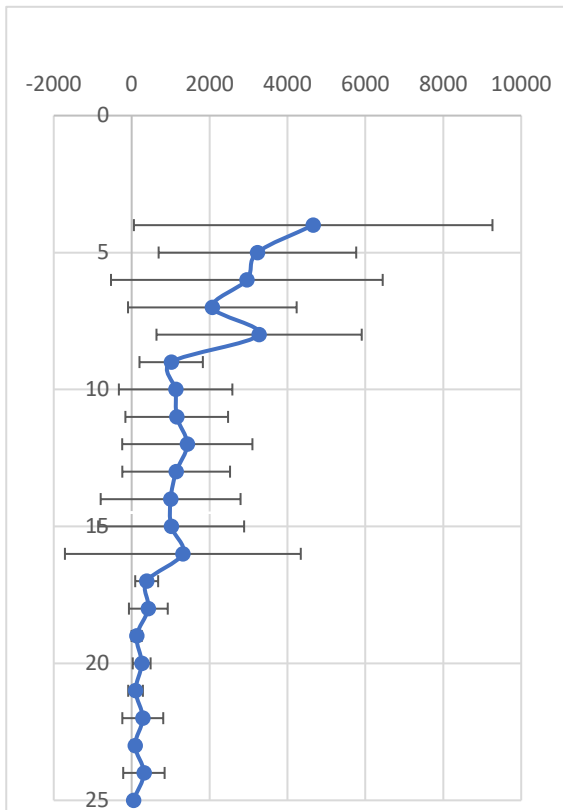
Samma mönster syns hos både *Dolichospermum lemmermannii* och *Aphanizomenon gracile* då de illustreras enskilt (figur 13 och 14). *Dolichospermum lemmermannii* verkar dock trivas aningen bättre på djup ovanom 9 m. Kiselalgen *Thalassiosira baltica* visar däremot en avvikande djupfördelning jämfört med andra (figur 15). Antalet *Thalassiosira baltica* ökar stadigt mot större djup. Dinoflagellaterna visar varierande vertikal fördelning. *Dinophysis acuminata* hade en relativt jämn fördelning, med en möjlig topp kring 9-11 m (figur 16). *Amphidinium crassum* har en avvikande

vertikalfördelning med låg abundans på djupet 4-5 m, jämnhög mellan 6 och 13 meter samt en topp vid 16 meter (figur 17). *Protoceratium reticulatum* har en fördelning lik den av cyanobakterier med låg abundans under 13 m men därefter stigande abundans mot ytan (figur 18). *Mesodinium rubrum* är jämnt fördelad över djup men har även en topp kring 20 meters djup (figur 19).

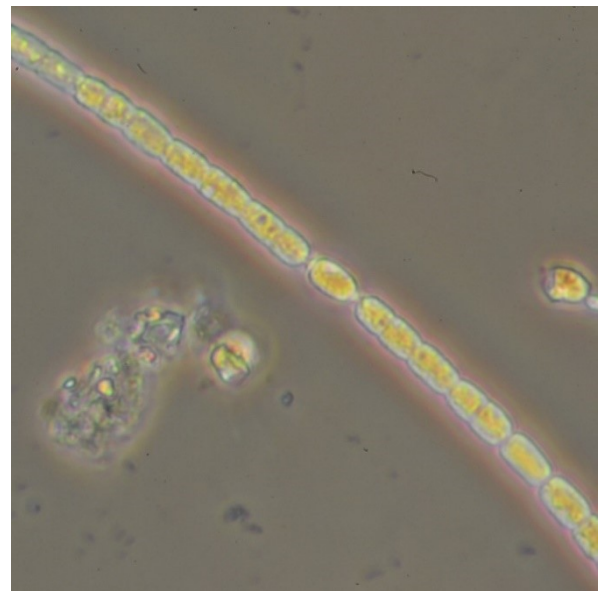
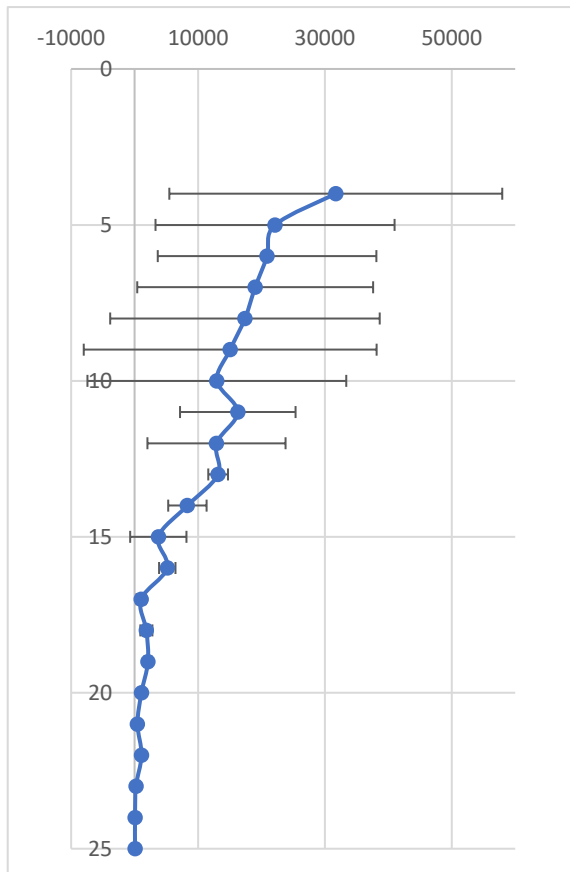


Figur 12. Vertikalfördelningen av dinoflagellater, kiselalger samt cyanobakterier mätt som medelantal per djup per liter. Standardavvikelsen märkt som felstaplar.

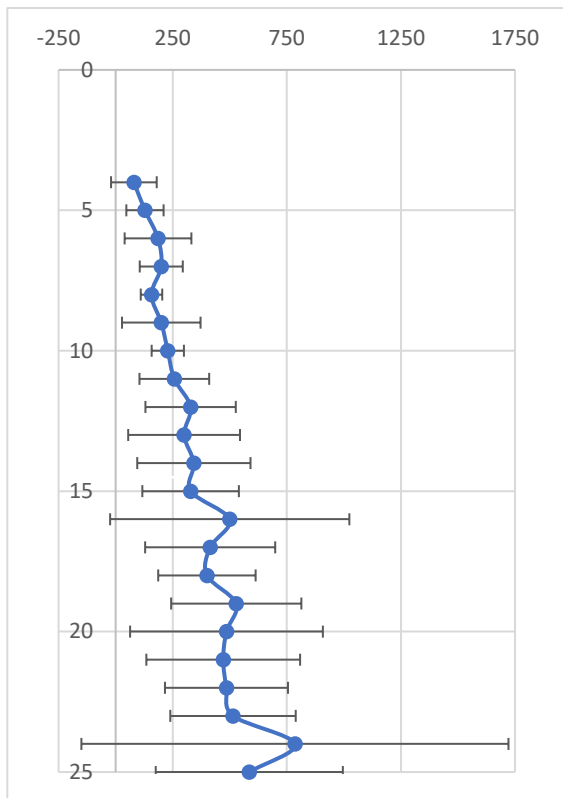




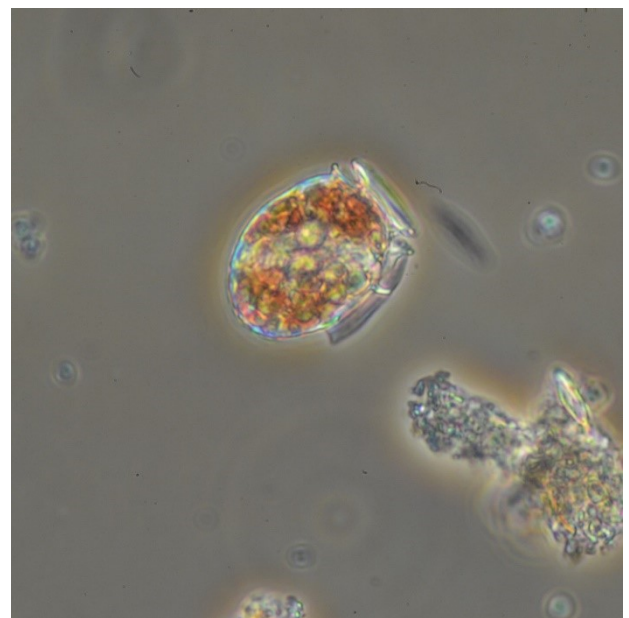
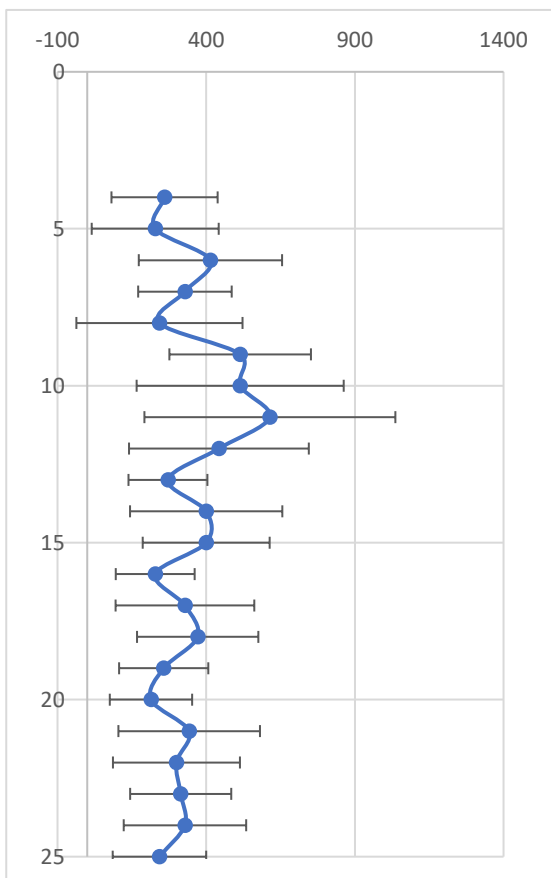
Figur 13. Vänster: vertikal fördelningen för *Dolichospermum lemmermannii* under sommaren. Standardavvikelse som felstaplar. Uppe: Bild på *D. Lemmermannii*.



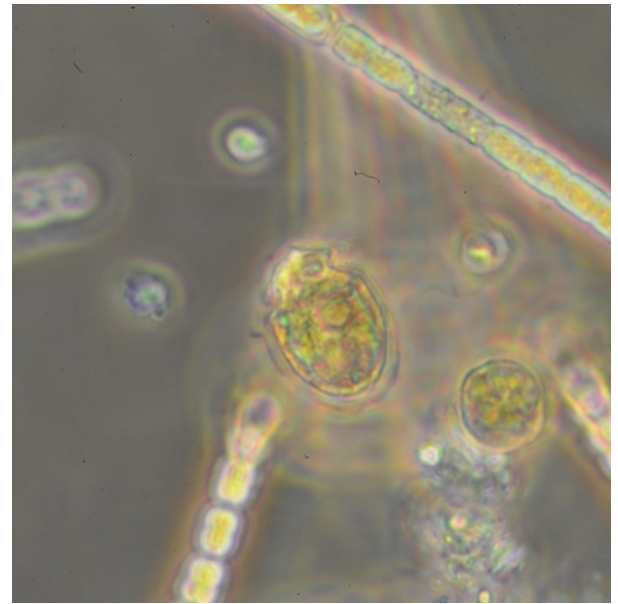
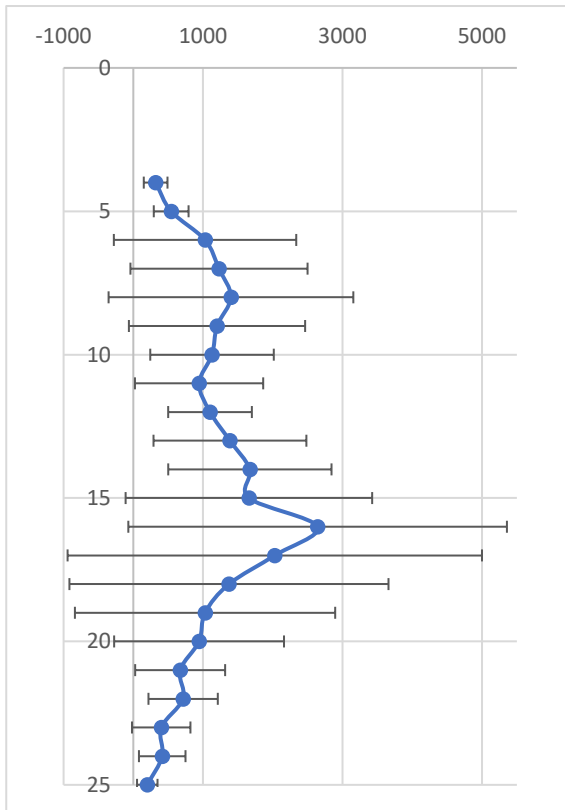
Figur 14. Vänster: Vertikal fördelningen för *Aphanizomenon gracile*. Standardavvikelse som felstaplar. Uppe: Bild på *A. gracile*.



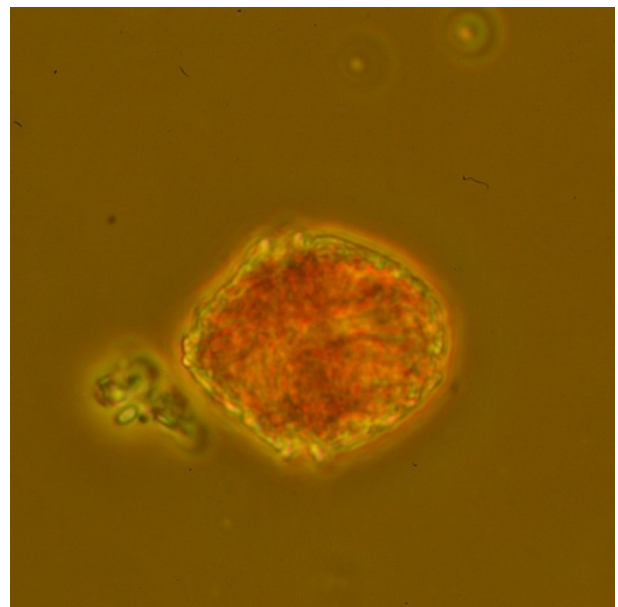
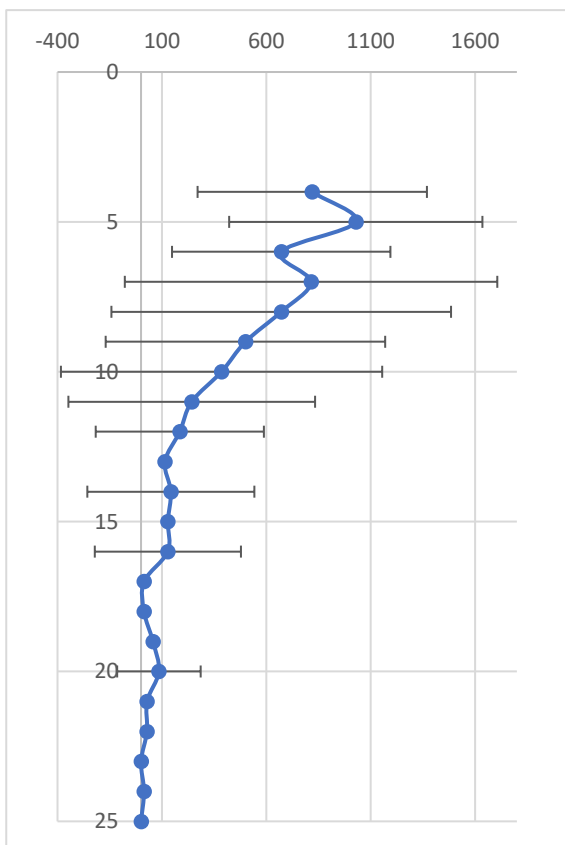
Figur 15. Vänster: Vertikalfördelningen för *Thalassiosira baltica* under sommaren. Standardavvikelse som felstaplar. Uppe: Bild på *T. baltica*.



Figur 16. Vänster: Vertikalfördelningen för *Dinophysis acuminata* under sommaren. Standardavvikelsen som felstaplar. Uppe: Bild på *D. acuminata*.

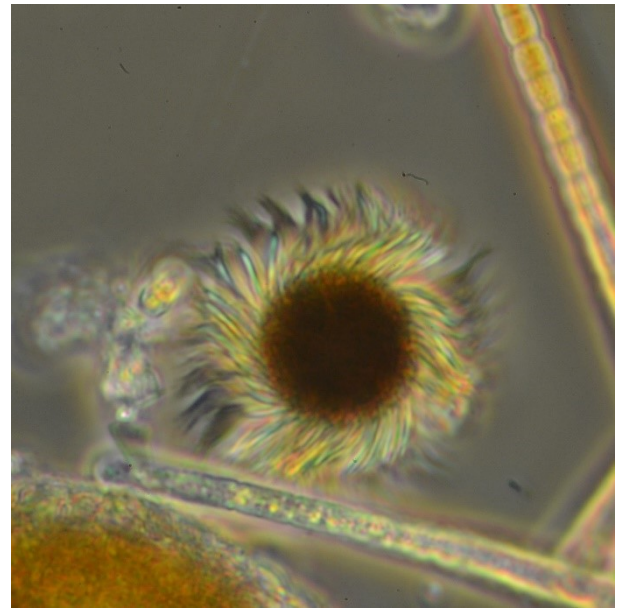
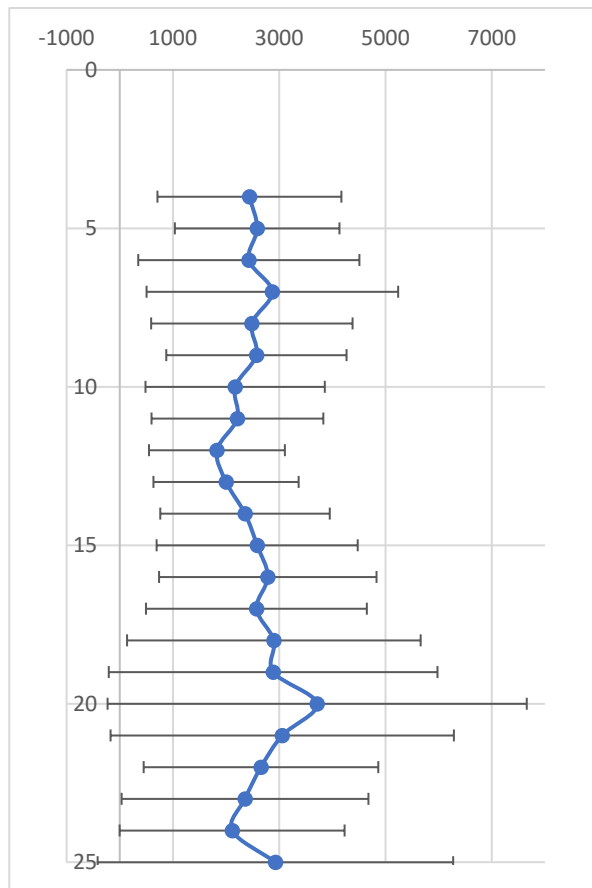


Figur 17. Vänster: Vertikalfördelningen för *Amphidinium crassum* under sommaren. Standardavvikelsen som felstaplar. Uppe: Bild på *A. crassum*.



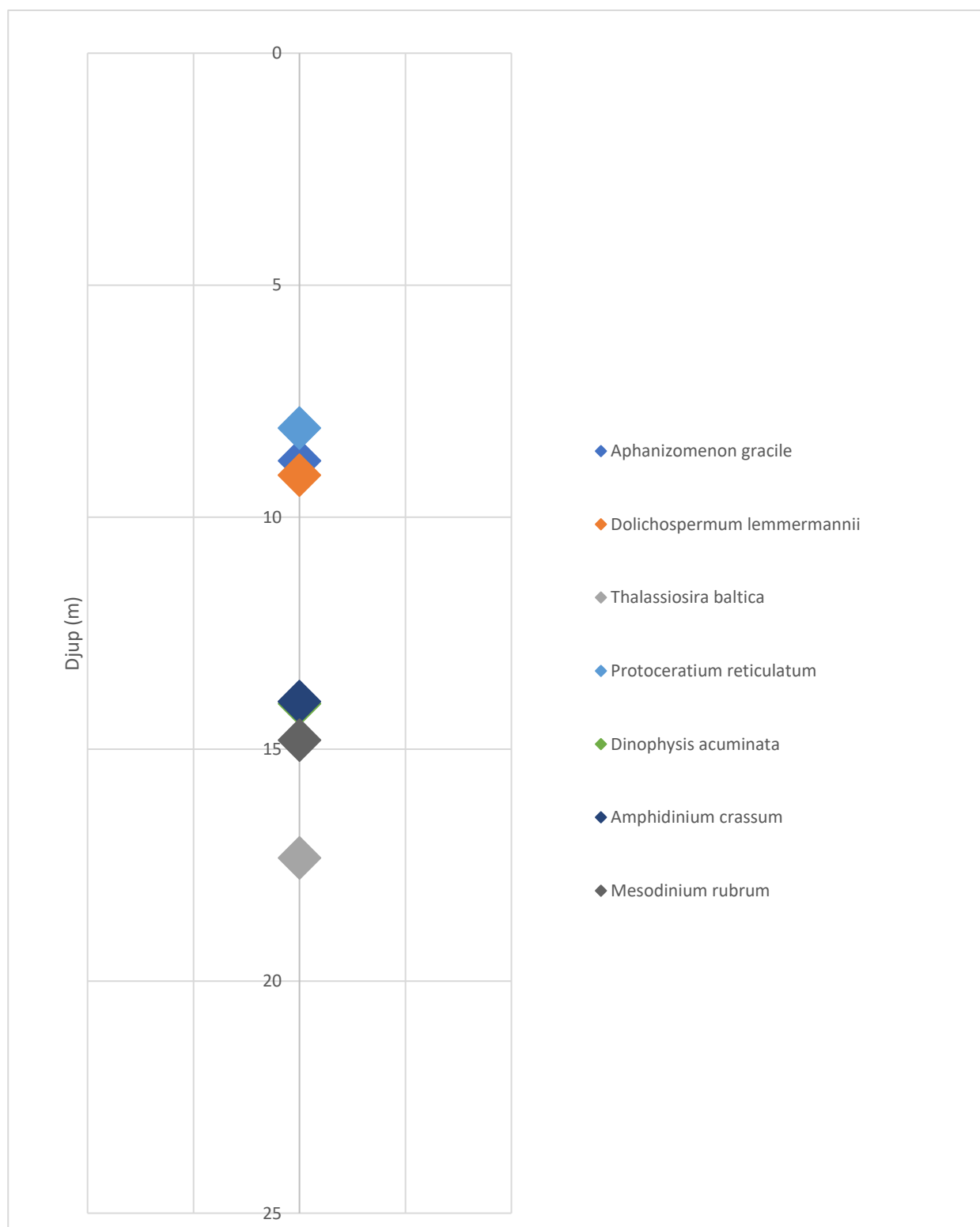
Figur 18. Vänster: Vertikalfördelningen för *Protoceratium reticulatum*. Standardavvikelsen som felstaplar. Uppe: Bild på *P. reticulatum*.





Figur 19. Vänster: Vertikalfördelningen för *Mesodinium rubrum* under sommaren. Standardavvikelsen som felstaplar. Uppe: Bild på *M. rubrum*.

I fråga om antalsvägt medeldjup verkar alla arter vara fördelade i två grupper på ca 5 meters avstånd från varandra (figur 20). *Protoceratium reticulatum* har det lägsta värdet (8.08 m) och bildar tillsammans med cyanobakterierna (*Aphanizomenon gracile* 8.78 m, *Dolichospermum lemmermannii* 9.10 m) en grupp kring 8,5 meters djup. *Dinophysis acuminata* (14.02 m), *Amphidinium crassum* (13.98 m) och *Mesodinium rubrum* har alla ett värde kring 14-15 m. Allra djupast förekommer *Thalassiosira baltica*, med ett värde på 17.34 m. Det är dock värt att observera att provtagningar för djupet 0-4 meter saknas, vilket förvränger resultatet till en viss del.



Figur 20. Antalsvägt medeldjup hos olika arter och grupper klockan 9-11 under juli och augusti. Observera att provtagningar saknas för djupet 0-4 m.

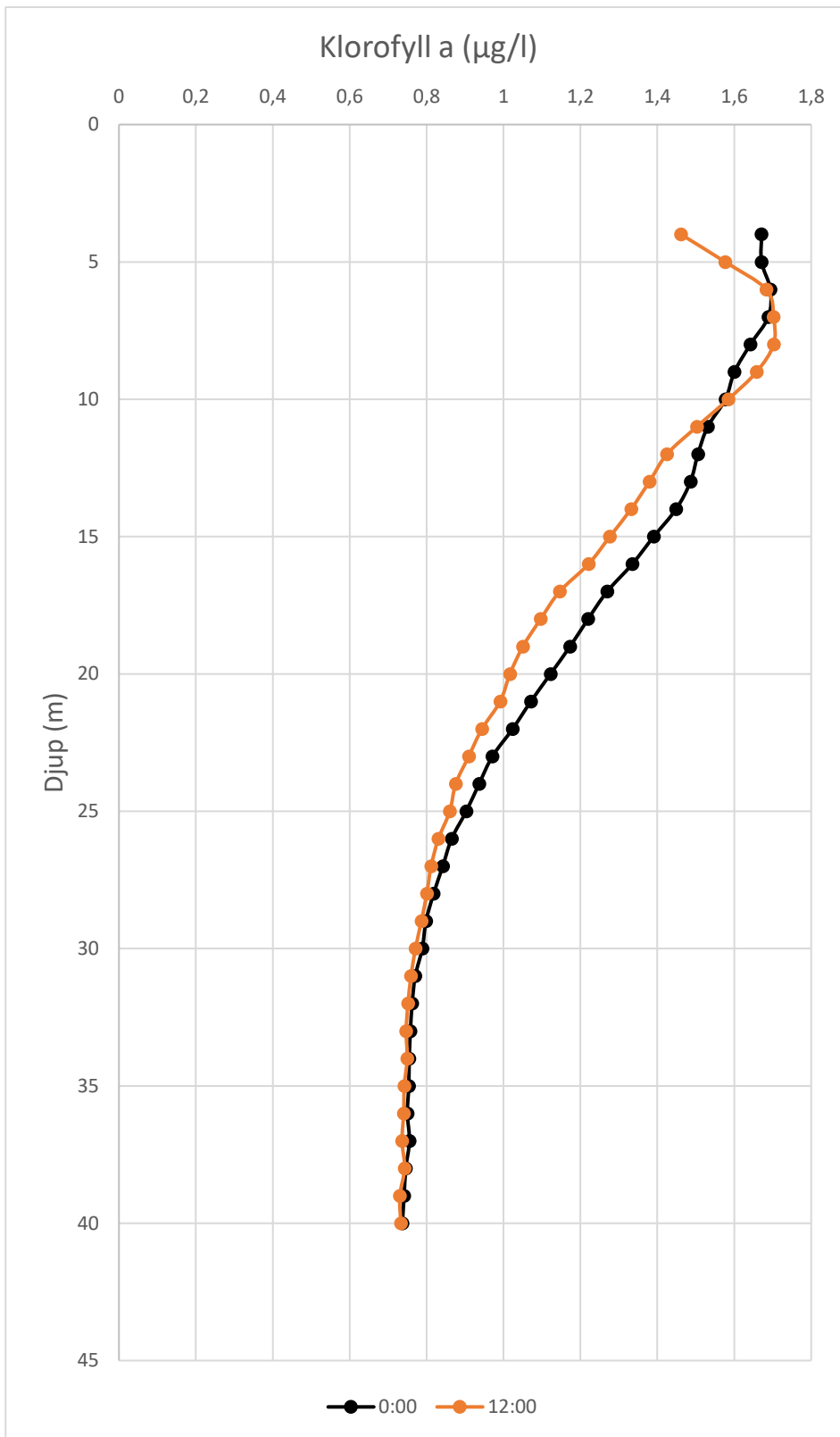
### 3.3 Dygnsmigration

Figur 21 visar mängden klorofyll a i medeltal mellan klockan 00:00 och 12:00 under perioden 9.7 – 27.7. Ur grafen går det att urskilja en viss topp i halten av klorofyll a dagtid vid 6-8 meters djup. Däremot är halterna högre nattetid både vid 4-5 meters djup och i intervallet 12-25 meter. Antalsvägt medeldjup för klorofyll a klockan 00:00 var 18,76 m och klockan 12:00 18,81 m, d.v.s. en förskjutning med 5 cm neråt nattetid i medeltal.

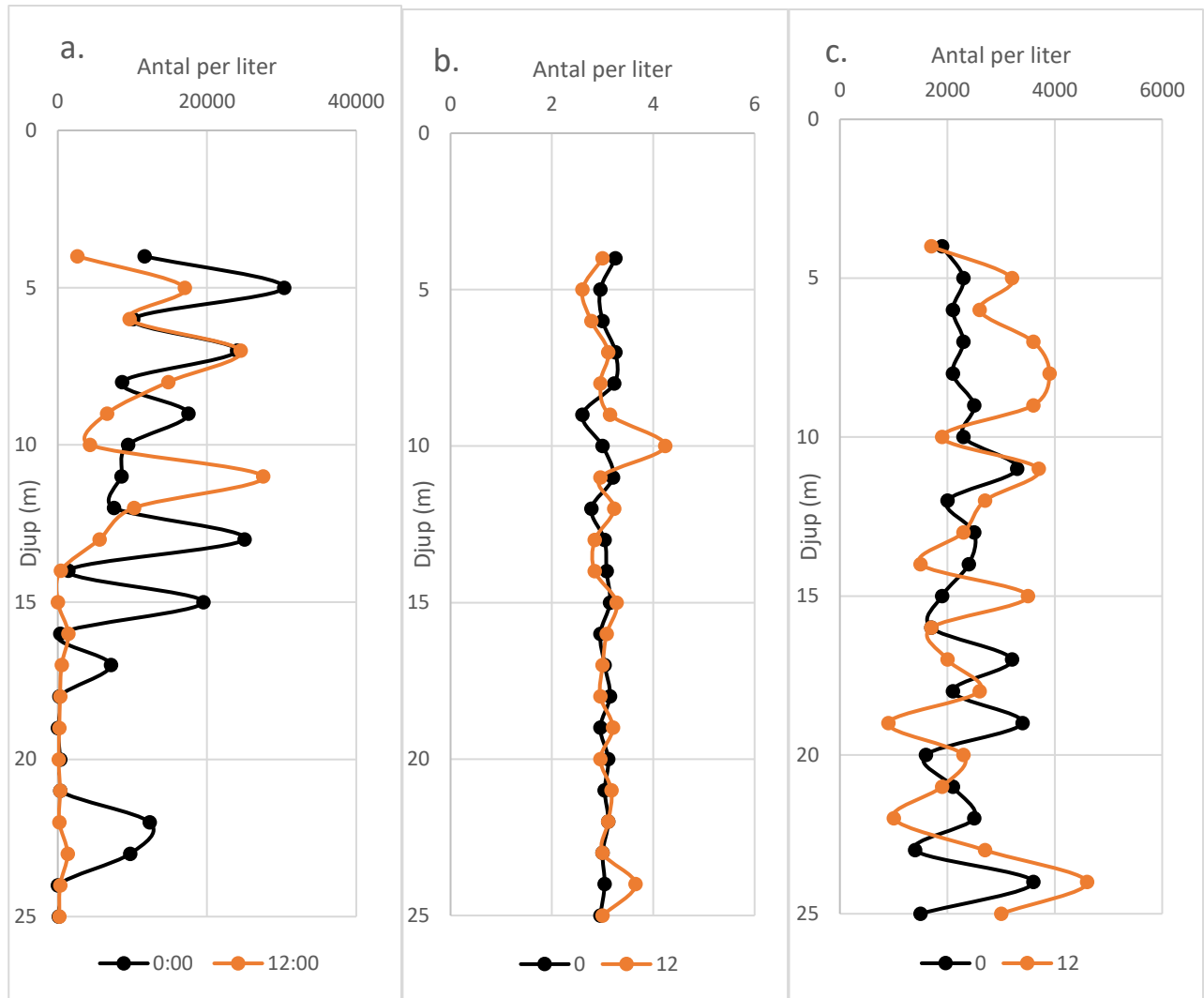
Cyanobakterierna var ojämnt fördelade i vattenkolumnen, både under dag- och nattetid (figur 22a). Generellt sett förekom de i höga antal i djupet mellan 4 och 14 meter dagtid, under vilket förekomsten var extremt liten. Nattetid rörde sig cyanobakterierna till omkring 17 meters djup och det förekom även en topp vid 22-23 meters djup. Eftersom *Aphanizomenon gracile* stod för största delen av abundansen är dess kurva mycket lik den av cyanobakteriers som helhet (figur 12). Dinoflagellaterna hade en jämn fördelning med aningen högre abundans vid 5 – 9 m som sedan sjönk under natten. En möjlig topp i abundans förekom på 24 meters djup både under natten och på dagen (figur 22c). Kiselalgerna visade som väntat inga tecken på dygnsmigration och fördelades relativt jämnt i hela vattenkolumnen (figur 22b).

Under dygnsprovtagningen visade *Mesodinium rubrum* den tydligaste dygnsmigrationen av alla arter (figur 23a) med en tydlig topp vid 5 meters djup dagtid och en topp vid 19 m nattetid. *Aphanizomenon gracile* hade likaså ett djupmaxima nattetid, här vid djupet av 23-24 m (figur 23b). *Protoceratium reticulatum* hade ett tydligt djupmaxima vid 11 meters djup nattetid, tydligt grundare än övriga arter (figur 23c). *Cryptomonas sp.* visade tecken på en tydlig nedre gräns i vertikal fördelning vid 20 meters djup och en topp kring 16-17 meters djup, både under natt och dag (figur 23d). Närmare ytan minskade abundansen nattetid.

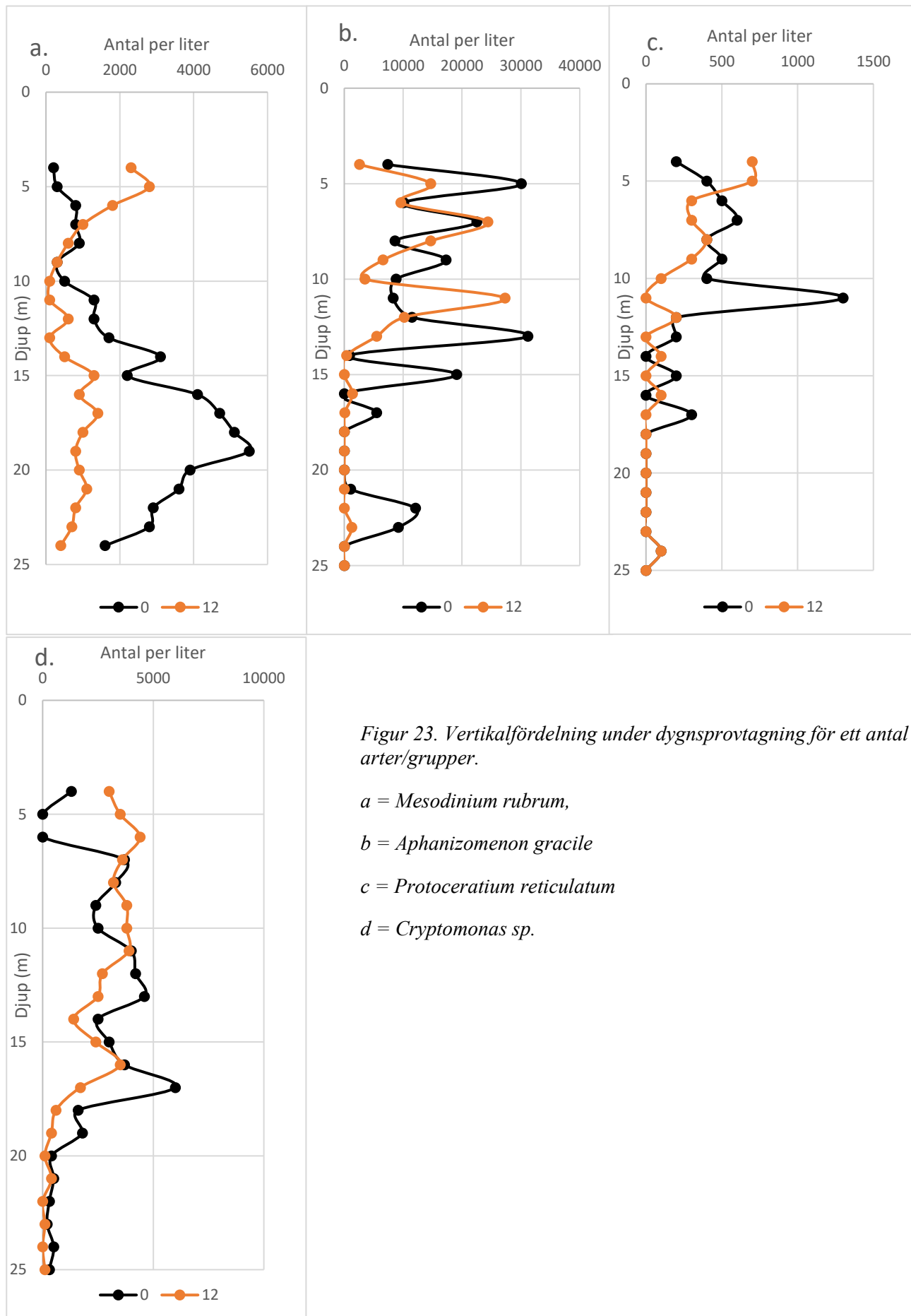
I fråga om antalsvägt medeldjup förekom det en tydlig dygnsmigration hos *Protoceratium reticulatum* som rörde sig 2,17 m, *Aphanizomenon gracile* (2,17 m), *Dolichospermum lemmermannii*, *Mesodinium rubrum* (4,72 m) samt *Cryptomonas sp.* (2,85 m) (figur 24). Särskilt intressant är att tidpunkten för migrationen verkar variera. *Dolichospermum lemmermannii* befann sig 2,42 meter ovanför *Aphanizomenon gracile* klockan 00:00 men hela 3,47 m nedanför *Aphanizomenon gracile* klockan 6:00, för att sedan ytterligare byta ordningsföljd till klockan 12:00.

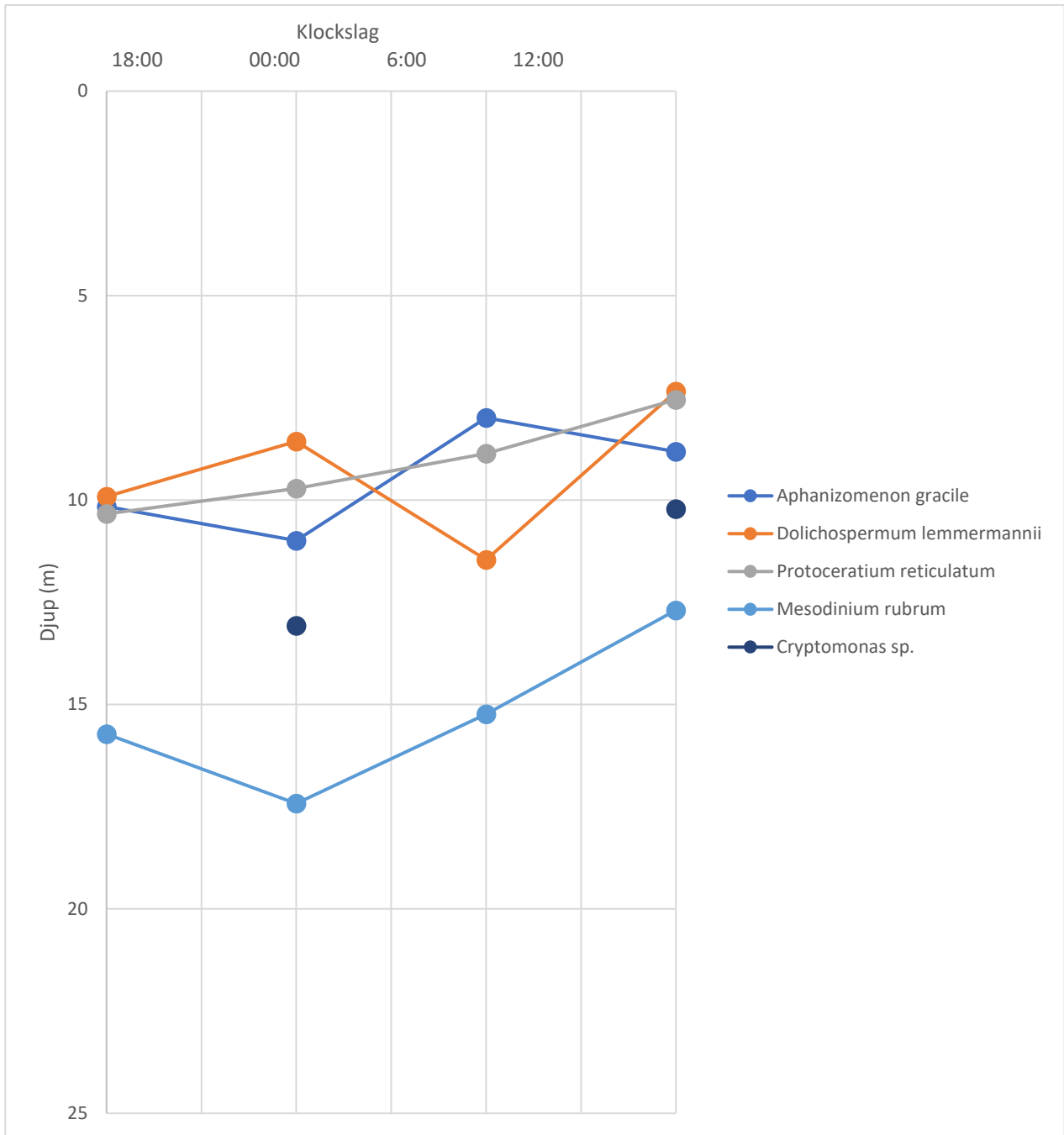


Figur 21. Medelvärde av klorofyll a klockan 00:00 samt 12:00 under perioden 9.7-27.7.



Figur 22. Vertikalfördelningen under dygnsprovtagning av cyanobakterier, kiselalger och dinoflagellater mätt som medeltal per liter per djup. A = cyanobakterier, b = kiselalger, obs. data är logaritmerat. c = dinoflagellater.





Figur 24. Förändring i antalsvägt medeltal under dygnsprovtagningen för ett antal arter och grupper.

## 4 DISKUSSION

### 4.1 Vertikaldistribution och migration hos växtplankton

Gick det att urskilja skillnader i vertikalfördelningen mellan olika arter under undersökningsperioden? För några arter, ja. Utgående från klorofyllmätningar förekom majoriteten av växtplanktonbiomassan som väntat i den fotiska zonen och trots att den automatiska mätningen inte tog i beaktande djupen mellan 0 och 4 meter går det att urskilja en viss minskning av biomassan under dagen på djupet 4 - 6m. Den tydligaste skillnaden mellan olika planktongrupper förekom mellan cyanobakterier och övriga. Cyanobakterier dominerade artsammansättningen i fråga om abundans närmare ytan och deras förekomst sjönk stadigt mot större djup. Under 17 meter förekom de sällan. I fråga om enskilda arter är resultaten mer svårtydda på grund av den stora felmarginalen i mätningarna samt påföljande svårighet att statistiskt analysera skillnader mellan arter djupfördelning.

Indikationer på variationer mellan arter förekom likaså. Inom cyanobakterierna kunde man se att *Dolichospermum gracile* förekom i högre abundanser på större djup än *Dolichospermum lemmermannii*, något som även Hajdu et al. (2017) fann. Inom dinoflagellaterna förekom *Protoceratium reticulatum* på klart grundare vatten än *Amphidinium crassum*. *Thalassiosira baltica*s djupfördelning å andra sidan avviker från alla de övrigas med att förekomma på klart djupare vatten än övriga. *Mesodinium rubrum* visade tecken på en bimodal vertikalfördelning, särskilt när man tar i beaktande provtagningen under dygnsmätningen. Tydliga tecken på samma fenomen fann Crawford & Lindholm (1997) i en relativt närbelägen miljö.

Det antalsvägda medelvärde gav ytterligare bevis på cyanobakteriernas avvikande djupfördelning gentemot övriga grupper, förutom *Protoceratium reticulatum* som likaså förekom företrädesvis på grunda vatten. Intressant här var dock att det förekom ett tomrum på nästan 5 meter ner till de övriga, något som kunde vara intressant för framtida undersökningar. Här är det dock viktigt att poängtera att det saknades mätningar för djupet 0-4 meter vilket förvränger resultaten en aning.

Dygnsmätningen gav ytterligare en dimension att ta i beaktande. *Mesodinium rubrum* visade tydligast migration samt verkade ha en rytm där de förekommer som djupast runt kl. 00:00 och som grundast 12:00. Det antalsvägda medeltalet mellan tidpunkterna skiljde sig med nästan 5 meter. Övriga arter som visade tecken på migration var *Protoceratium reticulatum*, *Dolichospermum lemmermannii* samt *Aphanizomenon gracile*. Intressant var den möjliga skillnaden i tidpunkt för migrationen mellan



*Dolichospermum lemmemannii* och *Aphanizomenon gracile*. Tyvärr förekom det få individer av *Dolichospermum lemmermannii* vilket gjorde felmarginalen hög. Om det dock stämmer att deras dygnsrytm avviker sinsemellan kan det vara en förklaring på hur båda arterna kan förekomma tillsammans under samma tidpunkt. *Cryptomonas* sp. visade trots sin lilla kroppsstorlek en tydlig migration, något som även tidigare har dokumenterats (Hajdu et al. 2017).

## 4.2 Nischfördelning

Kan då dessa observerade skillnader i vertikalfördelning konstateras vara tecken på vertikal nischfördelning? De begränsande resurser i havet som växtplankton behöver för sin överlevnad – solljus och näring – är generellt sett jämnt fördelade över stora geografiska områden. Det finns alltid tillgång till solljus dagtid nära ytan, oberoende av var i Östersjön man befinner sig. Näringshalterna varierar mera mellan olika områden men eftersom de är upplösta i vattnet distribueras även de genom tiden över stora områden. Med andra ord har växtplankton ingen större nytta av att färdas långa sträckor till nya områden – en egenskap de inte har. Där resurserna däremot mera tydligt varierar är mellan olika djup. Det är oklart hur stora fundamentala vertikala nischer växtplankton har, dvs. inom vilket djupintervall de rent teoretiskt har förmågan att överleva utan att ta övriga arter i beaktande. Deras realiserade nischer, dvs. djupintervallet där de i verkligheten förekommer på är troligtvis mycket mindre. För tillfället finns inga tydliga kriterier för att bestämma om två arter uppvisar nischfördelning men i denna undersökning är det tydligt att cyanobakterier dominerade artuppsättningen närmast ytan. Inom cyanobakterierna syns likaså tecken på att *Aphanizomenon gracile* förekom på större djup än *Dolichospermum lemmermannii*, vilket kan vara en förklaring till deras samexistens (Hajdu et al. 2017).

Ekologiska nischer kan sammanfattas som summan av en arts alla interaktioner med biotiska och abiotiska faktorer inom sin miljö (Pocheville 2015). Som miljö är havet väldigt dynamiskt och troligtvis är denna dynamik en av orsakerna till att det samexisterar så många arter av växtplankton sida vid sida. Under lugna vindförhållanden kan det däremot tänkas att arterna kan dra stor nytta av att vistas på olika djup. För arter som saknar rörelseförmåga är det frågan om att deras flytförmåga är rätt justerad för att de ska hållas på ett djup där de växer bäst – en lämplig kompromiss mellan tillräckligt med solljus och näring.

Detta väcker dock frågan; finns det ett optimalt djup för alla arter, dvs. djupet som är den bästa kompromissen mellan tillgång på solljus och näring? Genom att undersöka djupet med högst biomassa kommer man troligtvis ganska nära det optimala djupet. Varför väljer dock arter att leva på olika djup? Handlar det om biotiska faktorer såsom konkurrens eller predation eller handlar det om abiotiska faktorer; att arterna har olika behov av resurser eller olika tolerans för miljöfaktorer? För att svara på frågan skulle det krävas att man analyserar endast arter som saknar rörelseförmåga och detta i lugna vindförhållanden. Dessa arter kan inte påverka sitt djup utan lägger sig på det djup som de är anpassade till. Rörliga arter har fördelen att de kan påverka sitt djup efter rådande förhållanden och på så vis optimera djupet de håller sig på som en reaktion på ändringar i ljus- och näringsförhållanden. På så vis har de förmågan att uppta en i förhållandevis större vertikal nisch. Dygnsmigration tillför därtill en tidsmässig dimension.

Kan då vertikal nischseparation vara en förklaring på planktonparadoxen? Om studierna angående planktonparadoxen under de senaste 60 åren har lärt oss något så är det att havet och dess ekosystem är otroligt dynamiska och att verkligheten inte alltid stämmer med teorin. Av allt att döma verkar det som om växtplanktonen har förmågan till nischfördelning. Åtminstone i Östersjön verkar det förekomma tillräckligt långa perioder med stabila förhållanden i vattenmassan för att arter kan fördela sig på olika djup och på så vis uppta olika vertikala nischer. På så sätt kan växtplanktonen kringgå exklusionsprincipen (Hutchinson 1961). Som så många modeller visar stämmer det likaså att växtplanktonen under långa perioder är utsatta för turbulens som effektivt förhindrar dem från att hållas på sitt optimala djup. Denna turbulens, om den förekommer tillräckligt ofta och i tillräcklig styrka har troligtvis likaså förmågan för planktonsamhället att kringgå exklusionsprincipen och därmed tillåta samexistens mellan ytterligare arter (Hutchinson 1961).

Undersökningar av växtplanktons djupfördelning är kända för att ha en stor felmarginal och denna förstoras vid varje skede mellan provtagning och data-analys. Dessutom har analyser av växtplanktons vertikalfördelning alltid varit förknippade med låg vertikal och tidsmässig resolution, något som kan leda till att tunna och tillfälliga lager av växtplankton kan förbli obemärkta. Haven är dynamiska och något som inte i denna studie tagits i beaktande är övriga trofinivåers inverkan på växtplanktonen. Stim av vassbuk och strömning kan orsaka en ojämn fördelning av näringshalter, likaså sjöfåglar och bottenfauna (Lindholm, pers. kom. februari 2020). Eftersom en stor del av växtplanktonarterna är mixotrofa vore det likaså intressant att inkludera bakterier i framtida studier. Undersökning av zooplanktonens vertikalfördelning skulle i sin tur ge viktigt information om deras inverkan på växtplanktonens vertikalfördelning.

## **5 KONKLUSIONER**

Denna studie kombinerade data från en automatisk provtagningsboj med planktonprovtagning under en längre period samt med dygnsprovtagning. Vertikaldata av plankton gav en bra bild av olika växtplanktonarters vertikala fördelning i vattenkolumnen och detta tillsammans med data av miljöförhållanden med hög resolution. De observerade skillnaderna i vertikalfördelning mellan olika arter är ett tydligt tecken på nischfördelning, som i sin tur kan vara en delförklaring till planktonparadoxen.

## **6 ERKÄNNANDEN**

Först vill jag rikta ett stort tack till Tore Lindholm och Martin Snickars. Efter att ha knackat dörr genom hela korridoren i Biocity föddes idén för det här arbetet när jag träffade Tore i andra ändan. Hans iver för biologin smittar verkligen av sig. Tack för all hjälp med arbetet på Husö och för lånet av Ebria. De regelbundna emailen var guld värda under skrivperioden. Tack även till Martin som genast gick med på att fungera som handledare och som hjälpte mycket under skrivandet. Målsättningen för arbetet kom att ändra flera gånger och tiden gick. Tack för att ni orkade mig till slutet.

Ett stort tack även till alla som jag delade Husö med under sommaren 2017. Mycket bättre sätt finns det inte att spendera en sommar. Tack även till min familj och Heini som fick mig att komma igång på nytt när det behövdes.

## 7 LITTERATUR

- Andersson, A., Tamminen, T., Lehtinen, S., Jürgens, K., Labrenz, M. & Viitasalo, M., 2017, The pelagic food web. I: *Biological Oceanography of the Baltic sea*. Springer Dordrecht. S. 281-332.
- Beckmann, A. & Hense, I., 2004. Torn between extremes: the ups and downs of phytoplankton. *Ocean Dynamics* 54:581-592.
- Blasco, D., 1978. Observations on the diel migration of marine dinoflagellates off the Baja California coast. *Marine Biology* 46:41-47.
- Buma, A.G.J., Engelen, A.H. & Gieskes, W.W.C., 1997. Wavelength-dependent induction of thymine dimers and growth rate reduction in the marine diatom *Cyclotella* sp. exposed to ultraviolet radiation. *Marine Ecology Progress Series* 153:91-97.
- Crawford, D.W. & Lindholm, T., 1997. Some observations on vertical distribution and migration of the phototrophic ciliate *Mesodinium rubrum* (= *Myrionecta rubra*) in a stratified brackish inlet. *Aquatic Microbial Ecology* 13: 267-274.
- Eigemann, F., Schwartke, M. & Schulz-Vogt, H., 2018. Niche separation of Baltic Sea cyanobacteria during bloom events by species interactions and autoecological preferences. *Harmful Algae* 72:65-73.
- Eppley, R.W., Holm-Harisen, O. & Strickland, J.D.H., 1968. Some observations on the vertical migration of dinoflagellates. *Journal of Phycology* 4:333-340.
- Fenchel, T. & Hansen, P.J., 2006. Motile Behaviour of the bloom-forming ciliate *Mesodinium rubrum*. *Marine Biology Research* 2:33-40.
- Figuerola, F.L., Niell, F.X., Figueiras, F.G. & Villarino, M.L., 1998. Diel migration of phytoplankton and spectral light field in the Ria de Vigo (NW Spain). *Marine Biology* 130:491-499.
- Gonzalez, E.R., 1996. Are models which explain the paradox of the plankton really different? *Ecological Modelling* 97:247-251.
- Hajdu, S., Höglander, H. & Larsson, U., 2017. Phytoplankton vertical distributions and composition in Baltic Sea cyanobacterial blooms. *Harmful Algae* 6:189-205.
- Hall, N.S. & Paerl, H.W., 2011. Vertical migration patterns of phytoflagellates in relation to light and nutrient availability in a shallow microtidal estuary. *Mar Ecol Prog Ser* 425:1-19.

- Hardin, G., 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 3409: 1292-1297.
- Hasle, G.R., 1950. Phototactic vertical migration in marine dinoflagellates. *Oikos* 2:162-175.
- Hutchinson, G. E., 1961. The paradox of the plankton. *American Naturalist* 95:137-145.
- Hällfors, G., 2004. Checklist of Baltic Sea phytoplankton species. *Baltic Sea Environment Proceedings* 95.
- Inoue, T. & Iseri, Y., 2012. Diel vertical migration and nutrient transport of the dinoflagellate *Peridinium bipes* f. *occultatum* in a thermally stratified reservoir. *Water Sci Technol* 66:1212-1219.
- Jäger, C.G., Diehl, S. & Schmidt, G.M., 2008. Influence of water-column depth and mixing on phytoplankton biomass, community composition, and nutrients. *Limnology and Oceanography* 53:2361-2373.
- Kamykowski, D., Zentara, S.-J., 1977. The diurnal vertical migration of motile phytoplankton through temperature gradients. *Limnology and Oceanography* 22:148-151.
- Kanoshina, I., Lips, U. & Leppänen, J.-M., 2003. The influence of weather conditions (temperature and wind) on cyanobacterial bloom development in the Gulf of Finland (Baltic Sea). *Harmful Algae* 2:29-41.
- Kirk, J.T.O., 2011. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. 3<sup>rd</sup> edn. Cambridge University Press, Cambridge 662 pp.
- Klais, R., Tamminen, T., Kremp, A., Spilling, K. & Olli, K., 2011. Decadal-scale changes of dinoflagellates and diatoms in the anomalous Baltic Sea spring bloom. *PLoS ONE* 6:1-10.
- Lindholm, T. & Öhman, P., 1995. Occurrence of bloom-forming and potentially harmful phytoplankton in the Åland archipelago in the summer of 1993. *Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica* 71:10–18.
- Lips, U., Lips, I., Liblik, T., Kikas, V., Altoja, K., Buhhalko, N. & Rünk, N., 2011. Vertical dynamics of summer phytoplankton in a stratified estuary (Gulf of Finland, Baltic Sea). *Ocean Dynamics* 61:903-915.
- Lohmann, H., 1919. Die besiedelung der Hochsee mit Pflanzen. *Vorträge aus dem gesamtgebiet der botanik* herausgegeben von der Deutschen botanischen gesellschaft.
- Loose, C.J. & Dawidowicz, P., 1994. Trade-offs in diel vertical migration by zooplankton: the costs of predator avoidance. *Ecology* volume 75: 2255-2263.

- Lund, J.W.G., Kipling, C. & Le Cren, E. D., 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia* 11:143-170.
- Olli, K. & Seppälä, J., 2001. Vertical niche separation of phytoplankton: Large-scale mesocosm experiments. *Mar Ecol Prog Ser* 217:219-233.
- Olsson, P. & Graneli, E., 1991. Observations on diurnal vertical migration and phased cell division for three coexisting marine dinoflagellates. *Journal of Plankton Research* 13:1313-1324.
- Pearre Jr., S., 1973. Vertical migration and feeding in *Sagitta elegans* Verrill. *Ecology* 54, 300–314.
- Petersen, R., 1975. The Paradox of the plankton: an equilibrium hypothesis. *The American Naturalist* 109:35-49.
- Pocheville, A., 2015. The ecological niche: history and recent controversies. I: *Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences*. Springer Dordrecht. S. 547-586.
- Redfield, A.C., 1963. On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. *James Johnstone memorial Volume*. 176-192.
- Richardson, T. & Jackson, G.A., 2007. Small phytoplankton and carbon export from the surface ocean. *Science* 315:838-840.
- Richter, P.R., Häder, D.P., Goncalves, R.J., Marcoval, M.A., Villafane, V.E. & Helbling, E.W., 2008. Vertical migration and motility responses in three marine phytoplankton species exposed to solar radiation, photochemistry and photobiology 83:810-817.
- Salonen, K., Jones, R.I., Arvola, L., 1984. Hypolimnetic phosphorus retrieval by diel vertical migrations of lake phytoplankton. *Freshwater Biology* 14:431-438.
- Sengupta, A., Carrara, F. & Stocker, R., 2017. Phytoplankton can actively diversify their migration strategy in response to turbulent cues. *Nature* 543:555-558.
- Snøeijls-Lejonmalm, P. & Andrén, E., 2017. Why is the Baltic Sea so special to live in? I: *Biological Oceanography of the Baltic Sea*, Springer Dordrecht. S. 23-86.
- Staker, R.D. & Bruno, S.F., 1980. Diurnal migration in marine phytoplankton. *Botanica Marina* 23:167-172.

## 8 BILAGOR

Tabell 1. Manuellt uppmätt data i samband med planktonprovtagningen.

Datum	Kl	Temp	Siktdjup (m)	Väder	Vind (m/s)	Vindriktning	Vattenstånd
2.7.2017	12:00 - 14:00	16	6	Mulet	2		Plus
8.7.2017	9:00 - 11:00	14	6,75	Halvmulet	3	S	Plus
15.7.2017	9:00 - 11:00	14	5,7	Molnfritt	4		
21.7.2017	9:00 - 11:00	14	5,3	Molnfritt	3		
28.7.2017	9:00 - 11:00	15	6	Mulet, lätt dimma	4	NO	
4.8.2017	9:00 - 11:00	15	5	8/8	5	S	
10.8.2017	18:00 - 19:00		5	3/8	5	SW	
11.8.2017	00:00 - 01:00						
11.8.2017	06:00 - 07:00						
11.8.2017	12:00 - 13:00						
25.8.2017	8:30-11:00		5,1	8/8	3	N-NW	

Tabell 2. Manuellt uppmätt pH i samband med planktonprovtagningen.

Djup (m)	2.7.2017	8.7.2017	15.7.2017	21.7.2017	28.7.2017	4.8.2017	11.8.2017	25.8.2017
0	7,660	8,026	8,171	8,127	8,028	8,206	8.095	7,948
5	7,790	8,004	8,192	8,137	8,019	8,193	8.096	7,947
10	7,630	7,995	8,184	8,124	7,872	8,206	8.097	7,843
15	7,700	7,960	8,105	7,724	7,808	8,180	7.985	7,668
20	7,600	7,771	7,974	7,567	7,734	7,966	7.806	7,632
25	7,720	7,671	7,735	7,615	7,652	7,754	7.706	7,633
30			7,627	7,624	7,589	7,611	7.653	7,637

Tabell 2. Manuellt uppmätt salinitet i samband med planktonprovtagningen.

Djup	2.7.2017	8.7.2017	15.7.2017	21.7.2017	28.7.2017	4.8.2017	11.8.2017	25.8.2017
0	5,76	5,76	5,64	5,65	5,65	5,65	5,71	5,62
5	5,78	5,79	5,65	5,66	5,63	5,67	5,71	5,63
10	5,89	5,78	5,6	5,62	5,68	5,68	5,72	5,71
15	5,95	5,76	5,72	5,78	5,79	5,68	5,74	5,81
20	5,95	5,91	5,79	5,88	5,86	5,73	5,88	5,86
25	6,02	5,98	5,89	5,95	5,9	5,86	5,92	5,86
30			5,94	5,96	5,96	5,92	5,95	5,88



Tabell 4. Manuellt uppmätt temperatur i samband med planktonprovtagningen.

Djup (m)	2.7.2017	8.7.2017	15.7.2017	21.7.2017	28.7.2017	4.8.2017	11.8.2017	25.8.2017
0	13,6	13,6	15,3	16,2	16,4	17,5		16,4
1		13,6			16,5	17,5		
2		13,5			16,4	17,5		
3		13,5			16,2	17,5		
4		13,5			15,4	17,5		16,4
5	11,7	13,4	15,3	15,9	15,3	17,5		16,4
6		13,3	15,1	15,7	13,1	17,5		16,4
7		13,1	15,0	15,5	12,4	17,5		16,4
8		13,1	14,8	15,4	11,1	17,5		16,4
9		13,0	14,8	15,4	10,6	17,5		15,1
10	6,8	12,8	14,6	15,3	10,1	17,5		13,9
11		12,7	14,7	15,0	9,8	17,5		11,9
12		12,6	14,7	13,9	8,9	17,4		10,1
13		12,4	14,7	12,9	8,6	17,4		10,0
14		12,1	14,7	12,4	8,1	17,3		9,8
15	6,4	12,0	14,4	11,4	7,8	17,3		9,6
16		11,3	14,1	11,4	7,8	17,2		9,2
17		10,3	13,9	10,7	7,8	16,7		8,8
18		9,4	13,4	10,0	7,9	16,6		8,5
19		8,9	13,2	9,5	8,0	15,7		8,5
20	6,0	8,6	12,9	8,7	7,9	13,2		8,4
21		8,1	12,6	8,9	7,8	11,9		8,4
22		7,4	10,5	8,4	7,7	11,4		8,3
23		7,1	10,0	8,1	7,7	9,3		8,3
24		6,8	9,3	7,9	7,7	9,9		8,0
25	5,4	6,7	8,5	8,2	7,6	9,0		8,0
26			8,1	7,8	7,4	8,7		
27			7,4	7,7	7,4	8,6		
28			7,2	7,8	7,2	8,5		
29			7,0	7,7	7,2	8,3		
30			6,9	7,7	7,1	8,2		7,7

Tabell 5. manuellt uppmätt syre (mg/l) i samband med planktonprovtagningen. \*Värdet osäkert. Möjligtvis låg batterinivå i mätaren.

Djup	2.7.2017	8.7.2017	15.7.2017	21.7.2017	28.7.2017	4.8.2017	11.8.2017	25.8.2017
0	10,2	10,4	10,43	9,76	9,04	7,44	8,90	9,104
5	10,4	10,0	10,42	9,81	9,74	7,89	8,86	9,152
10	10,6	9,8	10,48	9,82	9,71	8,48	9,55	8,432
15	10,6	10,4	10,00	8,98	9,68	9,57	8,64	8,944
20	10,6	5,6*	9,82	8,67	8,51	7,90	8,02	9,184
25	11,0	*	9,39	9,58	8,91	8,64	9,10	9,152
30		*	9,12	9,57	8,66	7,01	8,16	9,472

Tabell 6. Manuellt uppmätt ljus ( $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) i samband med planktonprovtagningen. \*För hög dyning för provtagning.

Djup	2.7.2017	8.7.2017	15.7.2017	21.7.2017	28.7.2017	4.8.2017*	10.8.2017	11.8.2017	25.8.2017
0	153	461	1012	868	124		549	1004	101
1	98	277	799	427	74,5		291	719	80
2	58	201	437	248	56		164	448	60
3	49,2	147	314	132	44,6		88	291	45,9
4	37,8	116	250	100	35,1		60,6	209	35,8
5	29,5	80,1	160	69,2	26,1		40,8	140	27,9
6	21,3	61	125	47,3	19,9		27,2	84	20,9
7	16,35	47,2	94,7	35	15,1		17,1	69,3	15,7
8	12,39	37,5	66,2	26	11,5		13,1	46	11,8
9	9,6	27,5	52,6	19,2	8,71		7,57	35,4	9
10	7,44	21,6	39,9	13,7	6,7		6,54	25,9	6,9
11	5,76	16,3	31,7	11,1	5,19		4,71	18,7	5,16
12	4,4	12,8	24,3	8,29	4,08		3,5	14,6	3,98
13	3,43	9,9	19,5	6,61	3,27		2,58	11,2	3,04
14	2,71	8	15,5	5,17	2,6		1,87	8,55	2,33
15	2,17	6,4	12	4,29	1,66		1,35	6,38	1,75
16				3,23	0,93				

Tabell 7. Manuellt uppmätt klorofyll a ( $\mu\text{g/l}$ ) i samband med planktonprovtagningen.

Djup	2.7.2017	8.7.2017	15.7.2017	21.7.2017	28.7.2017	4.8.2017	11.8.2017	25.8.2017
0	1,28	1,59	2,14	1,91	1,56	3,72	2,50	2,20
5	1,44	1,62	2,15	1,93	1,24	3,69	2,66	2,26
10	1,31	1,06	2,18	1,47	1,38	3,46	1,72	1,91
15	1,24	1,20	1,64	0,96	1,18	3,04	1,35	0,90
20	1,02	1,31	1,67	0,76	1,02	1,33	0,73	0,58
25	0,70	1,04	1,12	0,73	0,75	0,85	0,71	0,61
30			1,04	0,76	0,59	0,76	0,74	0,62

Tabell 8. Halten av totalfosfor ( $\mu\text{g/l}$ ) i samband med planktonprovtagningen.

Djup	2.7.2017	8.7.2017	15.7.2017	21.7.2017	28.7.2017	4.8.2017	11.8.2017	25.8.2017
0	16,42	18,84	17,07	18,04	18,84	17,73	16,92	21,21
5	23,19	19,27	17,42	18,96	19,07	19,08	18,19	21,21
10	24,54	17,54	14,53	19,34	20,07	16,49	17,54	24,50
15	18,77	20,23	18,00	23,46	22,88	16,53	18,62	26,25
20	22,88	26,23	21,85	29,43	27,19	21,10	26,40	29,73
25	29,46	30,00	23,58	29,12	28,77	29,15	28,30	30,58
30			30,73	28,58	33,81	31,43	32,21	27,72

Tabell 9. Halten av totalkväve ( $\mu\text{g/l}$ ) i samband med planktonprovtagningen.

Djup	2.7.2017	8.7.2017	15.7.2017	21.7.2017	28.7.2017	4.8.2017	11.8.2017	25.8.2017
0	254,32	291,14	306,48	307,16	313,30	329,97	313,28	326,22
5	301,70	283,30	301,70	279,89	292,50	340,86	325,54	342,57
10	276,14	282,96	228,75	316,02	278,52	313,62	325,20	323,16
15	198,41	285,68	296,25	277,16	275,46	334,39	297,62	303,06
20	234,55	279,55	300,00	280,23	278,86	297,96	306,13	297,96
25	301,02	304,09	248,86	298,98	271,02	305,45	314,64	307,83
30			275,80	285,34	319,09	290,81	315,32	293,53